



Diversité des communautés phytoplanctoniques en relation avec les facteurs environnementaux en mer d'Iroise : approche par la modélisation 3D

Mathilde Cadier

► To cite this version:

Mathilde Cadier. Diversité des communautés phytoplanctoniques en relation avec les facteurs environnementaux en mer d'Iroise : approche par la modélisation 3D. Sciences de la Terre. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2016. Français. NNT : 2016BRES0030 . tel-01383247

HAL Id: tel-01383247

<https://theses.hal.science/tel-01383247>

Submitted on 18 Oct 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE / UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE
sous le sceau de l'Université européenne de Bretagne

pour obtenir le titre de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE
Mention : Sciences de la terre et de l'univers
École Doctorale Sciences de la Mer

présentée par

Mathilde CADIER

Préparée à l'Institut Universitaire européen de la Mer,
Laboratoire des Sciences de l'environnement marin UMR
6539

**Diversité des communautés
phytoplanctoniques en relation
avec les facteurs
environnementaux en mer
d'Iroise : approche par la
modélisation 3D**

Thèse soutenue le 10 juin 2016
devant le jury composé de :

David Claessen

Maître de conférences, École Normale Supérieure / *rapporteur*

Véronique Garçon

Directrice de recherche, CNRS, LEGOS, Toulouse / *présidente du jury*

Thomas Gorgues

Ingénieur de recherche, IRD, LOPS, Brest / *encadrant*

Pascal Lazure

Directeur de recherche, IFREMER, Plouzané / *examineur*

Laurent Memery

Directeur de recherche, CNRS, LEMAR, Plouzané / *directeur de thèse*

Jean-Christophe Poggiale

Professeur, Aix-Marseille Université, Marseille / *rapporteur*

Philippe Pondaven

Maître de conférences, UBO, LEMAR, Plouzané / *examineur*

Marc Sourisseau

Chargé de recherche, IFREMER, Plouzané / *encadrant*

Résumé

La diversité des communautés phytoplanctoniques océaniques dépend en partie des facteurs environnementaux, physiques, chimiques et biologiques dans lesquelles elles se trouvent. D'autre part, le transport dynamique peut aussi impacter l'abondance relative des organismes au sein de ces communautés. Par conséquent, les biomasses phytoplanctoniques ainsi que la nature des organismes qui les composent et leurs production primaire présentent une importante variabilité à la fois sur le plan spatial (biorégionalisation) et sur le plan temporel (successions).

Les régions côtières sont des zones particulièrement contrastées dans lesquelles les gradients environnementaux sont généralement marqués et donc susceptibles d'être à l'origine de fortes hétérogénéités en termes de composition des communautés autotrophes. Ainsi, la mer d'Iroise se caractérise par la présence d'un front de marée saisonnier (front d'Ouessant), particulièrement productif, qui sépare deux régimes distincts. A l'Est du front, les eaux du plateau continental sont régulièrement rendues homogènes par le brassage des forts courants de marée alors que la zone du large est soumise à un cycle saisonnier et voit une stratification verticale s'installer durant toute la période estivale. Il s'agit donc d'une région propice à l'étude plus générale des mécanismes d'interaction entre les structures frontales et la diversité phytoplanctonique.

L'objet plus spécifique de cette thèse est de caractériser la nature du phytoplancton en mer d'Iroise, en termes de groupes fonctionnels puis de diversité phénotypique, au cours d'un cycle saisonnier en général et plus particulièrement lors de la période estivale au niveau de la zone frontale. Ce travail s'appuie sur une modélisation numérique 3D couplée physique (ROMS)/biodiversité planctonique (DARWIN). Le travail de couplage entre ces deux modèles, réalisé durant la thèse, a permis la mise en place de simulations susceptibles de représenter et d'étudier la diversité en mer d'Iroise.

Les premiers résultats obtenus ont montré que la composition en groupes fonctionnels du phytoplancton présente un cycle saisonnier marqué, principalement influencé par la profondeur de la couche de mélange, dont dépendent majoritairement l'intensité lumineuse et les concentrations en nutriments disponibles pour la croissance autotrophe. Ainsi, pendant l'hiver, le picoplancton domine partout dans la zone d'étude. La stratification, qui s'installe à partir du mois d'Avril entraîne par la suite un bloom phytoplanctonique dominé par le microphytoplancton (principalement des diatomées). Durant la période estivale, on assiste à la mise en place d'une bio-régionalisation de notre région d'étude avec (i) la zone côtière mélangée qui reste fortement productive et dominée par

les diatomées (les nutriments étant non limitants grâce à l'homogénéité de la colonne d'eau) et (ii) la zone offshore, dans laquelle la croissance est davantage limitée (par les nutriments), ce qui favorise la coexistence entre le micro- et le picophytoplancton.

Une seconde étude a porté sur la composition de la communauté phytoplanctonique en termes de diversité phénotypique simulée au niveau du front en relation avec celle des zones environnantes pendant le mois de septembre. Les résultats mettent en évidence une zone de forte diversité, légèrement décalée vers l'Ouest par rapport à la zone frontale (où la biomasse est maximale). Au niveau de ce maximum de diversité, l'importance des échanges verticaux (upwelling) du côté chaud (stratifié) du front a été mise en évidence. Ainsi, des phénotypes (picoplancton) se développant au niveau du maximum de chlorophylle de subsurface à l'ouest, se mélangent au niveau du maximum de diversité notamment avec ceux de la zone de surface oligotrophes et ceux, particulièrement ubiquistes, de la zone mélangée à l'Est.

Finalement, une dernière étude portant sur l'effet du cycle de marée vives eaux/ mortes eaux a permis de comprendre, et ce pour la première fois, les processus qui expliquent l'impact de ce cycle sur la modification de la biomasse phytoplanctonique et sur la composition de la communauté en terme de diversité phénotypique dans le système côtier homogène. Les résultats montrent une augmentation de la biomasse totale ainsi que de la proportion de diatomées et une diminution de la diversité lors des périodes de stratification associées aux mortes eaux.

Mots clés : Modélisation biogéochimique, ROMS, environnement côtier, Mer d'Iroise, front de marée, gradients environnementaux, phytoplancton, biodiversité

Abstract

Phytoplankton diversity depends on physical, chemical and biological local conditions. Moreover, physical transport could also impact the distribution of autotrophic organisms/species within phytoplankton communities. Therefore, phytoplanktonic assemblages exhibit significant spatial (bioregionalization) and temporal (successions) variability in terms of species diversity as well as productivity. Coastal regions are particularly contrasted area with sharp environmental gradients underlying strong heterogeneity in phytoplankton communities' composition. In this context, the Iroise Sea presents a seasonal, highly productive, tidal front, which separates two distinct regimes. Eastside, continental shelf waters are regularly mixed by tidal currents while offshore waters remain stratified throughout the whole summer period. Thus, the Iroise Sea may be an opportune region to study the processes linking the frontal structure dynamic and its impact on phytoplanktonic diversity.

This thesis aims, more specifically, at characterizing phytoplankton communities in the Iroise Sea in terms of both functional and phenotypic diversity over a seasonal cycle in general and during the summer at the frontal interface in particular. This work is based on a 3D numerical modeling approach using a physical/biogeochemical coupled model. As a first part of this thesis, the implementation of a regional configuration for the Iroise Sea has been conducted, including the technical coupling between the hydrodynamical model (ROMS-AGRIF) and the phytoplankton diversity model (DARWIN). This work was the first necessary step to simulate and study the Iroise sea phytoplanktonic diversity.

Our results show a pronounced seasonal cycle of the phytoplankton functional composition, driven by the surface mixed layer depth that influenced light and nutrients' availability. Indeed, during winter, the biomass is dominated by picoplankton in the Iroise Sea. Then, as water column becomes stratified offshore, in April, a characteristic phytoplankton bloom occurs with a larger contribution of microphytoplankton (mainly diatoms). During summer, the nutrient-replete coastal well-mixed area remains highly productive and dominated by diatoms while surface stratified offshore waters (where phytoplankton growth is nutrient-limited) show higher coexistence between phytoplankton functional types.

We also examined the phytoplankton phenotypic diversity simulated within the frontal region in relation with the surrounding areas in September (summer conditions). The results highlight a diversity maximum located at the surface slightly westward from the biomass maximum

of the front. This diversity maximum is suggested to be the result of the upward transport of typical phenotypes from the offshore Deep Chlorophyll Maximum (DCM) toward the Surface at the west warm side of the front. Indeed, picoplanktonic phenotypes growing in the DCM coexist, in this diversity maximum, with those from the surface oligotrophic waters and ubiquitous ones growing in the eastside mixed coastal waters.

Finally, the effect of tidal spring/neap tide cycle has been investigated and shows, for the first time, how this cycle impacts the phytoplankton biomass and the phenotypic community composition within the coastal well-mixed, homogeneous system. Indeed, the neap-tide conditions of reduced vertical mixing and stabilization lead to an increase in total phytoplankton biomass associated with the rapid development of fast-growing, opportunistic, diatoms species and a decrease in phenotypic diversity.

Keywords : Biogeochemical modeling, ROMS, coastal environment, Iroise Sea, Ushant Tidal front, environmental gradients, phytoplankton, biodiversity

Remerciements

« Tout seul, on va plus vite. Ensemble, on va plus loin » - Proverbe Africain

En recherche, comme ailleurs, je suis convaincue que l'on a toujours besoin des autres pour mieux avancer. A l'issue de la rédaction de ce travail de thèse, lorsque je me retourne sur ces trois années (et demi) de doctorat, je réalise alors à quel point celles-ci auraient été différentes sans la présence d'un grand nombre de personnes. Ces personnes m'ont permis de progresser dans cette période d'apprentissage, tant sur le plan scientifique que personnel (oui oui, c'est aussi cela la thèse).

En premier lieu, je tiens à remercier mon directeur de thèse Laurent Memery pour la confiance qu'il m'a accordée en me permettant de travailler sur ce sujet de thèse. J'ai apprécié sa grande disponibilité, que ce soit dans le cadre de discussions scientifiques étayées ou par le biais de son efficacité lors de la relecture des documents écrits. Merci Laurent pour ta rigueur de travail et ton accompagnement tout au long de ma thèse.

Je tiens également à remercier chaleureusement Marc Sourisseau pour son aide et ses conseils avisés sur la modélisation et ses zones d'ombre. Merci aussi, Marc, pour ta bonne humeur et tes remarques pertinentes.

Avec Laurent et Marc, le dernier membre de mon encadrement ('last but not least'), Thomas Gorgues, nous a rejoint au cours de ma thèse et a également toute sa place dans ces remerciements. Merci Thomas pour tout ce que tu m'as donné, ton soutien sans failles, tes multiples encouragements et ta présence, que ce soit pour discuter questions scientifiques ou plus 'philosophiques'. Ton pragmatisme et ton enthousiasme ont été une vraie force pour moi et m'ont permis, à plusieurs reprises, de retrouver la motivation et le courage d'avancer suite aux nombreux moments de doutes qui ont jalonné mon parcours de thésarde.

Merci également aux membres de mon jury de thèse, Pascal Lazure, Philippe Pondaven et Véronique Garçon et en particulier aux deux rapporteurs, David Claessen et Jean-Christophe Poggiale pour leurs remarques constructives sur le manuscrit et pour leur présence lors de la soutenance.

J'ai eu la chance, durant ma thèse, d'effectuer un séjour de deux mois aux Etats-Unis, à l'Université de Californie à Santa Cruz (UCSC) qui a été l'occasion pour moi de travailler sur le couplage des modèles avec l'aide de Christopher Edwards et de Nicole Goebel que je voudrais remercier également. Thank you for your advices, your kindness and your great availability.

Sur le plan technique, la mise en place de la configuration physique et la prise en main du code ont été facilitées par l'aide précieuse de Camille Mazoyer que je voudrais remercier pour sa pédagogie et sa patience face à ces incompréhensibles 'bugs'.

Merci également à Patrick Marchesiello, Gildas Cambon et Elodie Gutknecht, les toulousains et spécialistes de ROMS, pour leur accueil au sein du LEGOS et leur aide précieuse concernant les frontières ouvertes et la prise en compte des rivières dans le modèle.

Je souhaite encore remercier plusieurs personnes qui m'ont apporté leur aide scientifique et technique au cours de ce travail. Merci d'abord à Olivier Aumont pour ses conseils en matière de 'tuning' des paramètres du modèle, à Louis Marié, pour les forçages du modèle et enfin à Stéphane L'Helguen pour le partage de ses connaissances et de sa passion pour le système brassé peu profond (et la limitation de la croissance phytoplanctonique par la lumière !).

Parce qu'un chercheur n'est rien sans son laboratoire, son environnement de travail, matériel mais surtout humain (un peu comme les facteurs abiotiques et biotiques de l'environnement du phytoplancton), je veux également remercier les très nombreuses personnes qui, en faisant partie de mon environnement professionnel, mais aussi parfois affectif, ont participé de près ou de loin à ma thèse. Merci aux collègues du LEMAR et de l'IUEM pour votre bonne humeur et la bonne ambiance qui règne au quotidien dans le labo, pour les bons moments passés en votre compagnie, qui ont rendu plus agréables ces années de thèse. Merci en particulier aux copines Morgane, Nathalie, Violette, Aurore et les deux VirginieS pour nos picnics quotidiens, les baignades aux Dellec, les nombreuses soirées passées en votre compagnie et nos discussions animées, à mes compères de fin de thèse, Adélaïde et Margot pour leur accompagnement dans les derniers jours, et surtout les dernières nuits, de rédaction, aux collègues de bureau, Clémence, Joëlle, Jill, Aridane et Jorge pour m'avoir supportée dans les bons comme dans les pires moments, à l'équipe du secrétariat, Sonia, Anne-So, Gene, Céline et Yves pour leur bonne humeur. Et à tous les autres ...

Enfin, merci à mes proches, ma famille et en particulier Max qui a eu le courage et la patience de me supporter durant ces longs mois de galère, de pleurs ou de joie. Merci pour ta bonne humeur quotidienne (un peu entachée en fin de parcours, il était temps que ça se finisse) et tout ce que tu as fait pour moi lorsque les préoccupations doctorales ne m'ont plus laissé assez de répit pour le faire. Merci surtout de t'être si bien occupé de mes fidèles compagnons à 4 pattes.

Une dernière pensée va vers ma mamie, qui nous a quittés durant les derniers jours de rédaction de ce manuscrit de thèse et avec qui j'aurais aimé partager de plus nombreux moments durant ces dernières années.

Table des matières

Chapitre 1	Introduction générale	3
1.1	Phytoplancton et diversité	3
1.1.1	La biodiversité : un lien entre écologie et biogéochimie au sein de l'écosystème	6
1.1.1.1	La diversité fonctionnelle	7
1.1.1.2	Diversité phénotypique : traits et trade-offs	12
1.1.2	Mécanismes moteurs de la biodiversité	21
1.1.2.1	Adaptation locale	22
1.1.2.2	Rôle de la dynamique océanique	24
1.1.2.3	Relation diversité-productivité	26
1.2	Modélisation du phytoplancton : vers une complexité croissante	28
1.2.1	Prise en compte des groupes fonctionnels	30
1.2.2	Vers une représentation explicite de la diversité	32
1.3	Objectifs de la thèse	35
Chapitre 2	La mer d'Iroise	43
2.1	Description et hydrographie	44
2.1	Les fronts thermiques de marée : le front d'Ouessant, un cas d'étude	51
Chapitre 3	Outils numériques	63
3.1	Le modèle hydrodynamique ROMS-AGRIF	63
3.1.1	Description du modèle et de la configuration Iroise	63
3.1.1.1	Présentation générale	63
3.1.1.2	Modèle de fermeture turbulente KPP	64
3.1.1.3	Schéma d'advection et discrétisation	65
3.1.1.4	Conditions aux limites et couche éponge	69
3.1.1.5	Prise en compte des rivières	71
3.1.1.6	Forçage de marée	74
3.1.2	Simulation hydrodynamique en mer d'Iroise	79
3.1.2.1	Aspects informatiques	79
3.1.2.2	Résultats de la configuration physique en mer d'Iroise et validation	79
a	Courantologie	79
b	Hydrologie	83
c	Cycle saisonnier et position du front de marée d'Ouessant	88
d	Cycle de marée mortes eaux/vives eaux	91
3.2	Le modèle de diversité planctonique	93

3.2.1	Présentation générale	93
3.2.2	Processus biogéochimiques.....	96
3.2.2.1	La croissance phytoplanctonique.....	96
a	Limitation par la lumière.....	97
b	Limitation par la température.....	100
c	Limitation par le substrat	102
3.2.2.2	Le broutage par le zooplancton.....	105
a.	La représentation de la prédation multi-ressources dans les modèles biogéochimiques	105
b.	Sloppy feeding.....	108
3.2.2.3	Mortalité naturelle et excrétion (exsudation ou fécès)	108
a	Phytoplancton.....	109
b	Zooplancton	109
3.2.2.4	La reminéralisation et la nitrification	110
a	Reminéralisation	110
b	Nitrification.....	110
3.1.1.1	Sédimentation et processus sédimentaires.....	111
3.2.3	Distribution stochastique des traits et considérations allométriques	112
3.2.3.1	Dépendance à la lumière.....	112
3.2.3.2	Dépendance à la température.....	114
3.2.3.3	Dépendance aux concentrations en sels nutritifs	115
3.2.4	Substitutions en cours de simulation.....	115
Chapitre 4	Impact du cycle saisonnier et biorégionalisation des groupes fonctionnels	123
4.1	Résumé.....	123
4.2	Article : Assessing spatial and temporal variability of phytoplankton communities’ composition in the Iroise Sea ecosystem (Brittany, France): a 3D modeling approach. Part 1: Biophysical control over plankton functional types succession and distribution	125
4.2.1	Introduction.....	127
4.2.2	Material and methods.....	129
4.2.2.1	Model formulations	129
a	Physical model configuration.....	130
b	Biogeochemical model.....	131
4.2.2.2	Initial and boundary Conditions	136
4.2.2.3	Numerical Implementation and experimental design	137
4.2.2.4	Cluster analysis.....	138
4.2.2.5	Fitness evaluation	139
4.2.2.6	Observational data	140
4.2.3	Results.....	141
4.2.3.1	Model Validation.....	141

a	Temperature distribution.....	141
b	Biogeochemical robustness among simulations	144
c	Chlorophyll distribution.....	145
d	Nutrient distributions	147
e	Primary production	149
f	Assimilation number	150
4.2.3.2	Seasonal patterns and bioregionalization of total chlorophyll.....	152
4.2.3.3	Phytoplankton community composition and distribution.....	155
a	Surface distribution	155
b	Vertical distribution	159
c	Observational data comparison.....	160
4.2.4	Discussion	163
4.2.4.1	Model skill assessment	163
4.2.4.2	Seasonal succession	165
4.2.4.3	Summer biogeography.....	168
a	Coastal mixed area: r-strategy dominance	168
b	Stratified offshore surface area: enhanced coexistence between plankton functional types	170
c	Deep chlorophyll maximum on the stratified side of the front	172
d	Phytoplankton functional type composition in the Ushant Tidal Front.....	172
4.2.5	Conclusion	173
Chapitre 5	Lien entre hydrodynamisme et diversité phénotypique	189
5.1	Résumé.....	189
5.2	Article : Assessing spatial and temporal variability of phytoplankton communities' composition in the Iroise Sea ecosystem (Brittany, France): a 3D modeling approach. Part 2 : Linking summer mesoscale distribution of phenotypic diversity to hydrodynamism	191
5.2.1	Introduction.....	193
5.2.2	Method	196
5.2.2.1	Physical model.....	196
5.2.2.2	Biological and ecological model	196
5.2.2.3	Diversity measurements.....	199
5.2.3	Results.....	200
5.2.3.1	Model solution	200
a	Functional Traits Selection	200
b	Surface distribution	201
c	Vertical Structure	205
5.2.3.2	Modeled Diversity	206
5.2.3.3	Community composition of the diversity maximum	208
5.2.3.4	Distribution of locally adapted vs. exported phenotypes.....	215

5.2.4	Discussion	218
5.2.4.1	Global level phytoplankton diversity	218
5.2.4.2	Environmental selection of phytoplankton traits	219
5.2.4.3	Relative roles of physical transport and biological growth	221
5.2.4.4	Mechanisms behind enhanced diversity at fronts	224
5.2.4.5	Tidal fronts vs. Open Ocean fronts	225
5.2.5	Conclusion	227
Chapitre 6	Effet de la marée sur les communautés phytoplanctoniques	239
6.1	Résumé	239
6.2	Article : Tidal cycle control of biogeochemical and ecological properties of a macrotidal ecosystem	240
6.2.1	Introduction	241
6.2.2	Tidal effect on vertical stability, phytoplankton biomass and diversity	242
6.2.3	Significance for phytoplanktonic communities : high frequency variability	247
6.2.4	Importance of Spring vs. Neap Tide Conditions	248
6.2.5	Discussion	253
6.2.6	Concluding remarks	254
Chapitre 7	Discussion générale et perspectives	261
7.1.1	Synthèse de résultats et discussion	262
7.1.1.1	La diversité phytoplanctonique dans un écosystème régional : principaux résultats issus de la modélisation	262
a	Importance du cycle saisonnier – Succession phytoplanctonique	262
b	Régimes hydrodynamiques et régionalisation des communautés	265
c	Mécanismes à l'origine de la distribution de la diversité phénotypique simulée pour le phytoplancton	268
7.1.1.2	La modélisation en tant qu'outil pour la description de la diversité phytoplanctonique : avantages et limites de l'approche utilisée	272
a	Quantification de la diversité au sein du plancton	272
b	Groupes fonctionnels et diversité phénotypique intra-groupes	273
c	Le concept du 'Everything is Everywhere but Environment Selects' (Baas-Becking, 1944)	275
d	La prise en compte des trade-offs dans les modèles de diversité	276
e	Importance du broutage par le zooplancton ('top-down' control)	278
7.1.2	Perspectives	281
7.1.2.1	Processus dynamiques impactant la diversité	281
a	Dynamique non résolue	281
b	Quantification des apports Lagrangien	282
7.1.2.2	Processus biologiques impactant la diversité	283
a	Les trade-offs	283

b	Optimalité de la communauté simulée	283
c	Lien diversité/productivité	284
7.1.2.3	Intégration dans les travaux sur la diversité microbienne à l'échelle nationale et internationale.....	288
Références Bibliographiques		293
Annexes.....		321
Le modèle ROMS-AGRIF		321
Le modèle DARWIN		331

Table des figures

Figure 1.1 : Représentation schématique de différentes formes de frustules de diatomées, selon Haeckel, dans 'Les formes de la nature', 1904	4
Figure 1.2 : Cycle du carbone, d'après Chisholm, 2000	6
Figure 1.3 : Diversité du plancton marin, d'après http://www.planktonchronicles.org	7
Figure 1.4 : Taux de croissance en fonction de la température pour différentes espèces de micro-algues, d'après Eppley, 1972	13
Figure 1.5 : Différents types de réponses fonctionnelles, d'après Holling, 1965. Bleu : type I, vert: type II et rouge : type III	14
Figure 1.6 : Coefficient d'absorption (m^{-1}) en fonction de la longueur d'onde dans une eau claire (adapté à partir de Pope et Fry, 1997 et Buitenveld <i>et al.</i> , 1994)	15
Figure 1.7 : Courbes Photosynthèse-Irradiance (a) saturante et (b) avec photo-inhibition et paramètres caractéristiques : I_{opt} = lumière optimale, P_{max} = taux maximal de photosynthèse et α = pente de la courbe. D'après Litchman et Klausmeier, 2008	16
Figure 1.8 : Mandala de Margalef, 1978.....	20
Figure 1.9 : Relation unimodale entre la biomasse et la richesse spécifique (d'après Vallina <i>et al.</i> , 2014)	27
Figure 1.10 : Le concept du 'everything is everywhere but environment selects' (Baas-Becking, 1934), vu par Follows et Dutkiewicz (2011)	33
Figure 1.11 : Schéma général récapitulatif des questionnements abordés dans le cadre de ce travail de thèse.....	38
Figure 2.1 : Position géographique de la mer d'Iroise (gauche) et carte détaillée de la région (droite)	44
Figure 2.2 : Etendue du domaine maritime couvert par le parc marin d'Irois	45
Figure 2.3 : Marnage (gauche) et vitesses maximales de courants (droite) en mer d'Iroise pour une marée moyenne (coefficient 70). Figure issue de la thèse de G. Cambon (2008), d'après Obaton, 1996.....	46
Figure 2.4 : Vitesse du vent à 10 mètres, calculée à Ouessant (48°28' N ; 5°06'W) par le modèle ALADIN de Météo France (CNRM) entre le 1er Janvier 2007 et le 31 Décembre 2010	47
Figure 2.5 : Flux solaire incident calculé à Ouessant (48°28' N ; 5°06'W) par le modèle ALADIN de Météo France (CNRM) entre le 1er Janvier 2007 et le 31 Décembre 2010 (courtes longueurs d'ondes (ultraviolet et visible) en rouge et infrarouge en bleu	47

Figure 2.6 : Température de l'air à 2 mètres au dessus de la surface de la terre, calculée à Ouessant (48°28' N ; 5°06'W) par le modèle ALADIN de Météo France (CNRM) entre le 1er Janvier 2007 et le 31 Décembre 2010	48
Figure 2.7 : Représentation schématique de la mer d'Iroise avec le front d'Ouessant qui sépare les eaux stratifiées du large (vers la mer Celtique à l'Ouest) et les eaux mélangées sur le plateau continental armoricain peu profond à l'Est. Adapté d'après Sournia <i>et al.</i> , 1990	49
Figure 2.8 : Bathymétrie (en mètres) de la zone d'étude	49
Figure 2.9 : Filaments et tourbillons présents dans la zone du front d'Ouessant en août 1976 visibles sur une image satellite infra-rouge. D'après Pingree, 1978	50
Figure 2.10 : Image satellite d'une efflorescence d' <i>Emiliana huxleyi</i> (coccolithophoridés) dans la partie stratifiée de la mer d'Iroise en période de stratification thermique (il est possible d'observer les filaments et les structures cycloniques au niveau de la zone frontale)	51
Figure 2.11 : Image satellite (MODIS à 4 km de résolution) de la température de surface mesurée dans le domaine d'étude en moyenne sur le mois de septembre 2007, période durant laquelle le front d'Ouessant est bien établi (I : eaux stratifiées des baies peu profondes (rade de Brest et baie de Douarnenez), II : front thermo-halin interne, III : système homogène, IV : front thermique de marée d'Ouessant et V : eaux stratifiées de la mer d'Iroise)	53
Figure 2.12 : Représentation schématique simplifiée des différentes zones hydrographiques de la mer d'Iroise : I : eaux stratifiées des baies peu profondes (rade de Brest et baie de Douarnenez), II : front thermo-halin interne, III : système homogène, IV : front thermique de marée d'Ouessant et V : eaux stratifiées de la mer d'Iroise	54
Figure 2.13 Section zonale de température (haut) et de chlorophylle (bas) mesurées durant la campagne FROMVAR en mer d'Iroise à la latitude 48°08' N (au large de la baie de Douarnenez), le 28 septembre 2009 (marée de mortes eaux)	55
Figure 3.1 : Profondeur des niveaux verticaux sigma le long d'une section zonale à 48°30' N (sans prise en compte de l'élévation de surface libre)	67
Figure 3.2 : Epaisseur (mètres) de chaque niveau vertical sigma en fonction de la profondeur de la colonne d'eau	67
Figure 3.3 : Grille Arakawa de type C	68
Figure 3.4 : Bathymétrie à 500 m (gauche) (source : SHOM) et extrapolée sur la grille du modèle à 1500 m (droite), figure issue de la thèse de G.Cambon (2008)	69
Figure 3.5 : Bassins versants de l'Aulne et de l'Elorn (gauche) et positions de l'embouchure des deux fleuves dans la configuration Iroise	71
Figure 3.6 : Climatologie saisonnière du débit (m.s-1) (a), de la température (°C) (b), de la concentration en nitrates (mmolN.m-3) (c), phosphates (mmolP.m-3) (d) et silicates (mmolSi.m-3) (e) issue des données Agence l'eau Loire Bretagne et réseau d'observation ECOFLUX pour l'Aulne (vert) et l'Elorn (bleu)	73

Figure 3.7 : Amplitude (m) de la surface libre associée aux harmoniques M2 (A), S2 (B), N2 (C), O1 (D), K1 (E) et M4 (F) en moyenne sur l'année 2007	76
Figure 3.8 : Amplitude maximale du courant (m.s ⁻¹) (fond) et ellipses de courants de marée moyens sur l'année 2007 (une tous les 5 points de grille) associées aux harmoniques M2 (A), S2 (B), N2 (C), O1 (D), K1 (E) et M4 (F) (l'échelle varie d'une figure à l'autre ; la taille des ellipses est proportionnelle à l'échelle de courants utilisée sur chaque figure)	77
Figure 3.9 : Courants moyens de surface (m.s ⁻¹) au mois de mars (A et D), juillet (B et E) et septembre (C et F). Les figures A, B et C présentent un zoom sur la partie côtière du domaine d'étude où les courants sont maximaux. Les figures D, D et F présentent la circulation au large, les zones dans lesquelles la vitesse dépasse 0.15 m.s ⁻¹ sont masquées	82
Figure 3.10 : Sections zonales du courant mensuel moyen (m.s ⁻¹) en fonction de la profondeur en 48° Nord et entre -6 et -5°W pour les mois de juin (A), juillet (B) et août (C)	83
Figure 3.11 : Diagramme de Hovmöller de la température au cours de l'année 2007 le long d'une section zonale en 48°08'N (fig. 3.12) mesurée par le satellite MODIS aqua (L3, 4 km) à gauche et simulée par le modèle à droite	84
Figure 3.12 : Température moyenne de surface entre le 10 et le 15 août 2007 mesurée par le satellite MODIS aqua (L3, 4 km) à gauche et simulée par le modèle à droite	85
Figure 3.13 : Profils verticaux de la température simulée par le modèle le long de la section zonale 48°08'N (fig. 2.25) entre les 10 et 15 mai (A), juin (B), juillet (C), août (D), septembre (E) et octobre (F). B : données <i>in situ</i> mesurées durant la campagne PSEUTEC (14 juin 2011) aux stations S14 (-5°26'W ;48°08'N), S15 (-5°05'W ;48°08'N) et S17 (-4°30'W ;48°08'N) à 5, 15, 35 et 55 m. E : données <i>in situ</i> mesurées durant la campagne FROMVAR (13-14 juin 2007) aux station S1 (-5°29'W,48°08'N), S5 (-5°21'W,48°08'N) et S16 (-5°07'W ;48°08'N) à 5, 15, 35 et 55 m.....	86
Figure 3.14 : Profils verticaux de température aux stations FROMVAR (13-14 juin 2007) : S1 (-5°29'W ;48°08'N), S4 (-5°22' ;48°08'N), S8 (-5°17' ;48°08'N), S12 (-5°12' ;48°08'N) et S16 (-5°07'W ;48°08'N) : courbe noir : modèle, courbe rouge en pointillés : mesures <i>in situ</i>	87
Figure 3.15 : Amplitude (gauche) et valeur maximale du gradient de stratification S au cours de l'année 2007	89
Figure 3.16 : Cycle saisonnier de la couche mélangée de surface aux stations S1 (haut) et S2 (bas) (fig. 3.15) (gauche) et évolution temporelle de la valeur moyenne de S sur la zone S max>0.01 (rouge) et Smax<0.01 (vert) au cours de l'année 2007	90
Figure 3.17 : Position du front de marée d'Ouessant (S=0.008) à différentes dates de la période estivale	91
Figure 3.18 : Profils verticaux de la température simulée par le modèle le long de la section zonale 48°08'N (fig. 3.12) lors d'une marée de vives eaux le 14 septembre 2007 (gauche) et lors d'une marée de mortes eaux le 22 septembre 2007 (droite) (moyennes journalières). Les lignes noires représentent les limites Est et Ouest de la section de courants en figure 3.19	92

Figure 3.19 : Sections zonales du courant méridien journalier moyen (+ : vers le Nord, - : vers le Sud) simulé par le modèle en fonction de la profondeur en 48°08' Nord et entre -6 et -5°W le 14 septembre 2007 (VE) et le 22 septembre 2007 (ME)	92
Figure 3.20 : Schéma conceptuel de la représentation de la diversité phytoplanctonique dans le modèle utilisé	95
Figure 3.21 : Schéma conceptuel (compartiments et flux) du modèle biogéochimique	96
Figure 3.22 : Durée journalière d'éclairement (h) au cours de l'année 2007	97
Figure 3.23 : Profil de PAR mesuré aux stations S14 (-5°26'W ;48°08 'N) (gauche) et S15 (-5°05'W ;48°08'N) (droite) de la campagne PSEUTEC (14 juin 2011) en rouge et approximation du profil par différentes formulations de l'atténuation de la lumière par la chlorophylle dans les modèles biogéochimiques (pointillés) : vert : DARWIN ; noir : MARS ; rose : MARS avec ajout des MES et bleu : PISCES	98
Figure 3.24 : Courbes de réponse fonctionnelle de la croissance phytoplanctonique à une variation du PAR disponible (facteur de limitation) pour 10 combinaisons de traits (kpar ; kinhib) tirées aléatoirement pour chacune des deux classes de taille (vert : picophytoplancton et rouge : microphytoplancton)	99
Figure 3.25 : Courbes de réponse fonctionnelle de la croissance phytoplanctonique à une variation de température (facteur de limitation) pour 8 tirages aléatoires de T _{opt} (optimum de température)	101
Figure 3.26 : Courbes de réponse fonctionnelle de la croissance phytoplanctonique à une variation du phosphates (facteur de limitation) pour 10 valeurs de constantes de demi-saturation pour le phosphore (ksatPO ₄) tirées aléatoirement dans un des groupes fonctionnels suivants : rouge : LND ou diatomées ; bleu : Prochlorococcus ; vert : SNP	104
Figure 3.27 : Facteur de limitation de la croissance par les nitrates (NO ₃) (avec ksatNO ₃ = 0.8 mmolN.m ⁻³) en fonction des concentrations relatives en nitrates/nitrites (NO ₂ +NO ₃) et en ammonium (NH ₄)	104
Figure 3.28 : Courbes de réponse fonctionnelle de type sigmoïde de la croissance zooplanctonique en fonction de la concentration en phytoplancton (mmolP.m ⁻³) dans le cas d'un broutage uniressource	106
Figure 3.29 : Consommation totale par un prédateur (mmol.m ⁻³ .jr ⁻¹) en fonction des abondances relatives de ses 2 proies x et y (mmol.m ⁻³). Paramètres : taux de broutage maximal grazemax=1 mmol.m ⁻³ .jr ⁻¹ , constante de demi-saturation = 1mmol.m ⁻³ . a : préférences similaires (palatx=palaty=1) ; b : palatx=0.3, palaty=0.7	108
Figure 3.30 : Distribution de probabilités lors du tirage des coefficients kPAR (en fonction de la classe de taille) (a) et kinhib (b)	114

Figure 4.1 : Location of the study area. (A) position of the Iroise sea in the North East Atlantic Ocean (France). Modeling area's exact boundaries are defined by the red box. (B) bathymetry (m) (black contours) over the surface total phytoplankton concentrations during summer (August-September). The zonal section used in figures 4-8 (vertical sections) and figures 9 and 12 (Hovmöller diagrams) is drawn in green. Stations 1 to 3 used in figure 5 and 16 are plot by black diamonds. The black box is the contour of the study area used to compute diagnostics and following figures..... 128

Figure 4.2 : Conceptual scheme of the biogeochemical model and its representation of phytoplanktonic diversity. (ESD) equivalent spherical diameter, (μ) maximum growth rate, (ksat) nutrient half-saturation constants 134

Figure 4.3 : Taylor diagrams for : (A) monthly averages of model outputs and MODIS observations of Sea Surface Temperature ($^{\circ}\text{C}$) for the entire domain (labeled as 'Global' in the figure) and for the three sub-regions defined by k-means clustering analysis (Offshore, Front and Coastal-Mixed areas) and (B) year-averaged chlorophyll concentrations (mg.m^{-3}) for modeled surface level and MODIS -derived data computed from the entire domain, for each of the five repetitions of the simulation and for the average simulation designed from these five repetitions (labeled as 'Average') 142

Figure 4.4 : Sea Surface Temperature from (A) satellite MODIS climatological data and (B) model output during the summer (August-September average). (C) Vertical distribution of modeled temperature along the $48^{\circ}08'\text{N}$ transect (black line in B) in September (monthly average) with in-situ data sampled during the FromVar cruises (September 13 to September 15, 2007 and 19 to 29 September 2009). The contours of the three sub-regions coming from the k-means clustering analysis (computed from August-September averages of physical fields) are drawn on each panel (black lines). A: well-mixed coastal waters; B: offshore stratified waters and C : frontal area 144

Figure 4.5 : Surface chlorophyll concentrations from (A) satellite MODIS climatological data and (B) model output during the summer (August-September average). (C) Vertical distribution of modeled chlorophyll along the $48^{\circ}08'\text{N}$ transect (black line in B) in September (monthly average) with in-situ data sampled during the FromVar cruises (September 13 to September 15, 2007 and 19 to 29 September 2009). Chlorophyll concentrations vertical profiles at (D) station 1: $48^{\circ}08'\text{N}$; $-6^{\circ}10'\text{W}$; 19 September 2009, (E) station 2: $48^{\circ}08'\text{N}$; $-5^{\circ}35'\text{W}$; 28 September 2009 and (F) station 3: $48^{\circ}08'\text{N}$; $-4^{\circ}45'\text{W}$; 29 September 2007 of the $48^{\circ}08'\text{N}$ transect for both in-situ data (dotted red line) and model output (black solid line) (see panel B for station locations). The contours of the three sub-regions coming from the k-means clustering analysis (computed from August-September averages of physical fields) are drawn on each panel (black lines) 146

Figure 4.6 : In-situ concentrations of main macronutrients (A) nitrates; (B) phosphate and (C) silicates (scattered circles) sampled during the FromVar cruises (September 13 to September 15, 2007 and 19 to 29 September 2009) superimposed to simulated summer concentrations (August-September average) along the $48^{\circ}08'\text{N}$ transect (see fig. 1)..... 148

Figure 4.7 : Vertically integrated (A) chlorophyll concentrations and (B) primary production during the summer (August-September average). C: Vertical distribution of modeled primary production along the $48^{\circ}08'\text{N}$ transect (see fig. 1) in September. Black contours on panels A and B are the limits of the three clusters coming from the k-means analysis (August-September average) 150

Figure 4.8 : (A) Vertically averaged assimilation number during the summer with limits of the three clusters coming from the *k-means* analysis (August-September average). (B) 0-20m average Photosynthetic Available Radiation (contours are total phytoplankton biomass (gC.m^{-2}). (C) Vertical distribution of assimilation number along the 48°08'N transect (see fig. 1) in September 151

Figure 4.9 : Hovmöller diagram of seasonal evolution of surface chlorophyll concentrations along the 48°08' N transect (see fig. 1) (A) derived from satellite MODIS climatological data and (B) from model output (bi-weekly data). The white solid lines indicate the limits of the time-varying clusters computed from the *k-means* analysis (monthly averaged physical fields). Only one cluster is defined over the whole modeled area (vertically homogeneous water column) during winter months (i.e. November to April). Between May and October, this area is separated in three distinct clusters (A to C on fig. 4, B) 153

Figure 4.10 : Modeled seasonal evolution (running mean over an interval of 15 days) of surface chlorophyll concentrations spatially averaged over the three time-varying clusters : (A) well-mixed area (see cluster A in fig. 4 for the summer period), (B) stratified area (cluster B) and (C) frontal area (cluster C). Black solid line is the average of five repetitions of the simulation and shaded area shows the standard deviation. Cluster B and C are defined only during the summer period (May to October) 154

Figure 4.11 : Relative contributions (%) of each plankton functional groups (red: diatoms, purple: Large Non Diatoms (LND), blue: Small Non Prochlorococcus (SNP) and green: Prochlorococcus sp.) to the total surface phytoplankton biomass (gC.m^{-3}) averaged over (A) the well-mixed area (see cluster A in fig. 4), (B) stratified area (cluster B) and (C) frontal area (cluster C). In each panel, solid line is the average value from five repetitions of the simulation and shaded areas show the standard deviation. Cluster B and C are defined only during the summer period (May to October) 156

Figure 4.12 : Hovmöller diagram of modeled surface biomass of the four plankton functional groups along the 48°08' N transect (see fig. 1) (A) diatoms, (B) Large Non Diatoms (LND), (C) Small Non Prochlorococcus sp. (SNP) and (D) *Prochlorococcus* sp. The white solid lines indicate the limits of the time-varying clusters computed from the *k-means* analysis (monthly averaged physical fields) 158

Figure 4.13 : Vertical distribution of the contribution (%) of each plankton functional groups to the total carbon biomass (mgC.m^{-3}) along the 48°08'N transect (see fig. 1) in August-September (two months average) (A) diatoms, (B) Large Non Diatoms (LND), (C) Small Non Prochlorococcus sp. (SNP) and (D) *Prochlorococcus* sp. The contours of the three sub-regions coming from the *k-means* clustering analysis (computed from August-September averages of physical fields) are drawn on each panel (black lines) 160

Figure 4.14 : (A) Seasonal evolution (5 days average) of total phytoplankton biomass at SOMLIT Brest station (Ste Anne du Portzic (48°21' N; -4°33' W) (solid black line) and in the surface layer of the modeled well-mixed area (cluster A). (B) Composition of the phytoplankton assemblages in SOMLIT data (% of total biomass) (solid blue line: picoeukaryotes + *Synechococcus* sp., solid red line: diatoms, solid purple line: nanoflagellates + dinoflagellates, dotted orange line: nanoflagellates only and dotted purple line: dinoflagellates only). These curves are obtained by compiling different years of data (1998 to 2012) 162

Figure 4.15 : Time series of biomass-weighted average R^* for PO_4 computed for each functional groups (red: diatoms, purple: Large Non Diatoms (LND) and blue: Small Non Prochlorococcus sp. (SNP)) averaged over the surface mixed layer of (A) the well-mixed area (see cluster A in fig. 4) and (B) stratified area (cluster B)..... 167

Figure 4.16 : Seasonal evolution of a dimensionless light limitation factor, ranging from 0 (no inhibition) to 1 (complete limitation of growth by light), experienced by large (DIAT+LND: red) and small (SNP+ Prochlorococcus sp.: green) phytoplanktonic functional groups (these curves were obtained by averaging the light limitation factors of each phenotypes within each functional groups). This factor is plot for station 1 (48°08'N; -6°10'W; solid line) and station 3 (48°08'N; -4°45'W; dashed line) of the 48°08' N transect (see fig. 1) 168

Figure 4.17 : Relative difference between diagnosed R^*_{min} and ambient phosphorus concentrations ($PO_4 - R^*_{min}$)/ PO_4 in the surface layer during the summer (August-September average)..... 170

Figure 5.1 : Surface chlorophyll in September 2007, computed from SeaWifs satellite observations, following Gohin et al., 2002. Black contour line represents Sea Surface Temperature from MODIS 195

Figure 5.2 : Three years cumulative sums of the number of substitutions inside (A) total phytoplankton population, (B) *Prochlorococcus sp.* group only and (C) total phytoplankton except *Prochlorococcus sp.* analogs for five different realizations of the simulation 198

Figure 5.3 : Realized trait space in September for (A) light optimum ($W.m^{-2}$), (B) phosphorus half saturation constant ($mmolP.m^{-3}$) and (C) temperature optimum ($^{\circ}C$) inside each functional group; from left to right : diatoms, Large Non Diatoms (LND), Small Non Prochlorococcus (SNP) and *Prochlorococcus sp.* analogs for five realizations of the simulation. Scatter size is proportional to the monthly average relative biomasses of each phenotype over the mixed layer during September. The second realization is used for subsequent analyzes. Ubiquitous phenotypes are represented in red..... 202

Figure 5.4 : Monthly (September) average, over the surface mixed layer, of (A) photosynthetic available radiation ($W.m^{-2}$) with contours of surface mixed layer depth (black line), (B) phosphate concentration ($mmolP.m^{-3}$) with the 48°N longitudinal transect (red line), (C) temperature ($^{\circ}C$), (D) phytoplankton biomass ($mgC.m^{-3}$) with contour of temperature (black line), (E) large/small phytoplankton ratio and (F) proportion of *Prochlorococcus sp.* phenotypes over total phytoplankton biomass..... 203

Figure 5.5 : Monthly average of mean values of functional traits weighted by phytoplankton biomass in the surface mixed layer in September: (A) light optimum ($W.m^{-2}$), (B) phosphorus half saturation constant ($mmolP.m^{-3}$) and (C) temperature optimum ($^{\circ}C$) 204

Figure 5.6 : Vertical distribution of (A) total modeled phytoplankton biomass ($mgC.m^{-3}$) along the 48°N transect (fig. 5. 4, B) with the surface isotherms ($^{\circ}C$). Vertical structure of September monthly average of functional traits weighted by phytoplankton biomass: (B) light optimum ($W.m^{-2}$), (C) phosphorus half saturation constant ($mmolP.m^{-3}$) and (D) temperature optimum ($^{\circ}C$)..... 206

Figure 5.7 : Monthly september average of (A, C) phenotypic diversity (α richness) and (B, D) Shannon – Weaver Index (H) over the surface mixed layer (A, B) and along the 48°N transect (C, D). Black contour lines on (A), (C) and (D) indicate phytoplankton biomass ($mgC.m^{-3}$) 207

Figure 5.8 : September monthly average phenotypic richness (α) belonging to (A) diatoms, (B) LND, (C) SNP and (D) *Prochlorococcus sp.* analogs groups over the surface mixed layer. Richness is expressed as the number of phenotypes contributing > 1% to total biomass in each functional group. Note that different scale is used in (D) 208

Figure 5.9 : (A) Number of non ubiquitous phenotypes in coastal well-mixed waters (red) and in stratified offshore waters (blue) and number of non-ubiquitous phenotypes in diversity maximum shared with coastal mixed waters (red), shared with stratified offshore waters (blue) and specific to diversity maximum (green). (B) Time averaged percentage of total phytoplankton biomass (mgC.m^{-3}) represented by ubiquitous phenotypes in the surface mixed layer 209

Figure 5.10 : Compared biomass of non ubiquitous phenotypes for (A) diversity maximum, (B) coastal well-mixed waters, (C) surface stratified offshore waters and (D) Deep Chlorophyll Maximum (DCM) of the stratified side in September. Diatoms: red; LND: purple; SNP: orange and *Prochlorococcus sp.*: green 212

Figure 5.11 : Trait space of light and temperature optima for regional phenotype pool of (i) diversity maximum, (ii) coastal well-mixed waters, (iii) surface stratified offshore waters and (iv) Deep Chlorophyll Maximum (DCM) of the stratified side. Diatoms: red; LND: purple; SNP: orange and *Prochlorococcus sp.*: green. Non ubiquitous phenotypes (total of 29) are represented in boxes of different shape. For SNP and PRO : \bigcirc shared between DCM and Diversity Maximum; \triangle shared between surface stratified waters and Diversity Maximum; \bigcirc found only at on stratified side (DCM : orange; surface : green) and \square shared between diversity maximum, DCM depth and surface of stratified waters (full line : growing only at surface; dotted line : growing only at DCM depth). For LND : \triangle : only found in Diversity Maximum and \square : shared between Diversity Maximum, coastal well-mixed waters and DCM 213

Figure 5.12 : (A-C) Spatial distribution of net difference between sources (+) and sinks (-) of phenotypic richness (expressed in number of phenotypes) due to biological processes (i.e. local net growth) for (A) the surface mixed layer and (C) the 30m isobath (which corresponds to the Deep chlorophyll Maximum Depth). (B-D) Spatial distribution of imported (+) / exported (-) phenotypic richness due to physical transport for (B) the surface mixed layer and (D) the 30m isobath. Represented value are computed as the difference between imported and exported phenotypes in each grid point. Black contour lines indicate phytoplankton biomass (mgC.m^{-3}) (A-C) and diversity (phenotypic richness) (B -C) 216

Figure 5.13 : Same as Figure 12 but for the 48° N vertical section. (A) biological sources (+) / sinks (-) of phenotypic richness and (B) imported (+) / exported (-) phenotypic richness due to physical transport. Black line contours are (A) phytoplankton biomass (mgC.m^{-3}) and (B) phenotypic richness. White box encloses surface biomass maximum and green box encloses surface diversity maximum 217

Figure 5.14 : (A) Time variance of simulated vertical currents (m.d^{-1}) at 10m during September and (B) Snapshot of vertical currents (m.s^{-1}) on September 1st 2007 along the 48°N transect (fig. 5. 4, B) with contours of simulated temperature ($^{\circ}\text{C}$) (black lines) 223

Figure 5.15 : Monthly (September) averaged vertical structure of phosphate (mmolP.m^{-3}) distribution along the 48°N transect (fig. 5. 4, B) with contours of averaged phytoplankton biomass (mgC.m^{-3}) in black and local richness (α diversity) in white. Vertical green contour lines show zonal range of variability of the frontal position (defined by the 15°C isotherm reaching the surface) following spring/neap tide cycle 225

Figure 6.1 : (A) Time standard deviation of the surface mixed layer depth (m) during September 2007. Black lines indicate correlation coefficient between mixed layer depth and phenotype diversity. White lines indicate correlation coefficient between mixed layer depth and phytoplankton biomass (mgC.m^{-3}). (B-D) : fast fourier transform at $48^{\circ}52'N$ and $4^{\circ}54'W$ (blue square on A) for (B) surface mixed layer depth ; (C) total phytoplankton biomass and (D) phenotype richness. *The MLD standard deviation, correlations and fast fourier transform have been computed on averaged outputs every 30 minutes (September 1-30)* 243

Figure 6.2 : (A) Temporal evolution (averaged outputs every 30 minutes) of free-surface at $48^{\circ}52'N$ and $4^{\circ}25'W$ during nine days of September 2007 (16-24) including both neap and spring tide periods. (B) Temporal evolution of surface NO_3 concentrations at same location and during the same period. (C) Temporal evolution of surface mixed layer depth (m ; dotted line), total phytoplankton biomass at the surface (mgC.m^{-3} ; green line)) and phenotype richness (black line) at same location and during the same period. 246

Figure 6.3 : Temporal evolution (averaged outputs every 24 hours) of (A) Shannon Index (black line), NO_3 (mmol.m^{-3} ; red line) and diatoms contribution to total phytoplankton biomass (%; dotted line) and (B) available PAR in average over the surface mixed layer (W.m^{-2} ; dotted line), total phytoplankton biomass at the surface (mgC.m^{-3} ; green line)) and phenotype richness (black line) at $48^{\circ}52'N$ and $4^{\circ}25'W$ between July 1st and September 30th, 2007. Color on background is the tide coefficient. The top bar on (B) represents the stratification of the water column : black stripe means that the whole water column is vertically homogeneous ; white strip indicates a two-layered water column with some stabilization degree 250

Figure 6.4 : Trait space of phosphate half-saturation constants (mmolP.m^{-3}) and (A) light optima (W.m^{-2}) ; (B) temperature optima ($^{\circ}C$) for each phytoplankton phenotypes present in diversity calculation (i.e. in concentration higher than 1 % to total biomass) at the surface at $48^{\circ}52'N$; $4^{\circ}25'W$ between July 1st and September 30th, 2007. Phenotypes that are only found during spring tide time periods are represented by a cross symbol (+); phenotypes only present during neap tide time periods by a star (*) and other phenotypes are represented by circles proportional to the positive difference between their concentrations during neap tide and spring tide. DIA: red; LNP: purple; SMALL: orange and PRO: green..... 252

Figure 7.1 : Dynamique temporelle de (A) la richesse spécifique (nombre de phénotypes dépassant un seuil de 1% de la biomasse phytoplanctonique totale) (noir) et l'indice d'équitabilité de Shannon-Wiener (rouge) intégrés sur la couche de mélange de surface et (B) la biomasse zooplanctonique (mgC.m^{-3}) moyenne dans la couche de surface (noir) et la production primaire intégrée ($\text{mgC.m}^{-2}.\text{jr}$) (vert) en moyenne sur la totalité du domaine d'étude et au cours de l'année 2007 264

Figure 7.2 : Moyenne mensuelle (Septembre 2007) de la richesse spécifique (nombre de phénotypes) dans la couche de mélange de surface pour (A) la formulation du broutage de type 'active-switching' utilisée dans la cadre de la thèse et (B) en l'absence de 'active-switching'. Les contours indiquent la biomasse phytoplanctonique moyennée sur la couche de mélange de surface (mgC.m^{-3}) 280

Figure 7.3 : Relation production/diversité (noir, échelle de droite) sur l'ensemble du domaine, durant la période estivale (Juillet à Septembre 2007; données : moyennes à 5 jours). L'échelle de gauche représente : (A) la biomasse (B) la diversité (richesse spécifique en nombre de phénotypes >1 % de la biomasse totale) au sein de chacun des quatre groupes fonctionnels (rouge : diatomées ; jaune : 'Large Non diatoms' (nano- et dinoflagellés) ; bleu : 'Small Non *Prochlorococcus* sp.' (picoeucaryotes et *Synechococcus* sp.) et vert : *Prochlorococcus* sp.)286

Chapitre 1 : Introduction générale

L'objectif général de cette thèse est d'appréhender la structure et le fonctionnement des communautés microbiennes, et en particulier phytoplanctoniques, dans un environnement côtier tempéré, marqué par la présence estivale d'un front de marée : la mer d'Iroise (Nord Est de l'océan Atlantique, France).

En particulier, ce travail vise à décrire puis analyser, à partir d'une approche basée sur de la modélisation spatialisée, les variations spatio-temporelles des assemblages autotrophes. Les patrons de distribution de la biomasse et de la diversité phytoplanctoniques ainsi que la composition phénotypique des communautés et les flux qui leur sont associés sont ainsi étudiés à l'échelle régionale, au cours d'un cycle saisonnier. Une attention particulière est portée à la saison estivale durant laquelle un système frontal (front d'Ouessant) est présent et sépare la mer d'Iroise en deux régimes hydrographiques distincts.

1.1 Phytoplancton et diversité

Le terme microbien est utilisé dans ce manuscrit comme un terme générique qui désigne ici les micro-organismes, c'est-à-dire les organismes dont la taille ne dépasse pas 1 millimètre. Ce terme ne présente donc aucune réalité sur le plan taxonomique et est uniquement représentatif de la taille des organismes considérés.

De la même façon, et selon la définition de Hensen (1887) le terme plancton désigne ici, par opposition au necton, l'ensemble des organismes vivant dans un environnement aquatique et qui ne présentent pas de mouvement propre sur l'horizontal. Leurs déplacements sont donc dominés par un transport passif, sous l'action des courants (les mouvements actifs existent au sein du plancton ; via la migration verticale, la présence de flagelles etc. mais ne sont pas majoritaires). Défini ainsi, le plancton regroupe à la fois des organismes procaryotes (bactéries et archéobactéries) et eucaryotes, eux-mêmes uni- (protistes) ou pluri-cellulaires. En ce qui concerne la taille, le plancton ne se limite généralement pas aux organismes micro-planctoniques mais désigne également des organismes de grande taille (de plusieurs centimètres à plusieurs mètres (genre *Chrysaora*; famille des *Salpidea*). Il est donc possible de définir plusieurs sous-ensembles du plancton selon un spectre de taille discrétisé comme suit: femtoplancton (inférieur à 0,2 μm), picoplancton (entre 0,2 et 2 μm), nanoplancton (entre 2 et 20 μm), microplancton (entre 20 et 200 μm), mésoplancton (entre 0,2 mm et 2 cm), macroplancton (de 2 à 20 cm) et mégaplancton (au delà de 20 cm).

Les organismes planctoniques peuvent encore être distingués entre eux selon leur fonction. Ainsi, selon la classification de Haeckel (1890) le phytoplancton désigne l'ensemble des organismes planctoniques autotrophes (ce que Ernst Haeckel appelait communément les plantes) (fig. 1.1), le zooplancton, l'ensemble du plancton 'animal', le bactérioplancton, les bactéries et enfin le méroplancton, les organismes dont le stade planctonique représente seulement une partie du cycle de vie (larves d'organismes benthiques ou nectoniques par exemple).

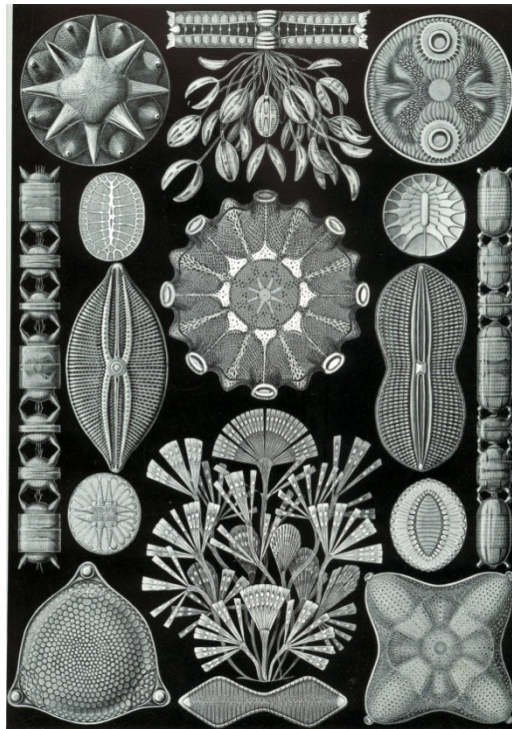


Figure 1.1 : Représentation schématique de différentes formes de frustules de diatomées, selon Haeckel, dans 'Les formes de la nature', 1904

Cette classification, bien que pouvant être considérée comme ambiguë (les 'bactéries' pouvant être autotrophes et donc 'phyto'planctonique, ou le méroplancton «animal» et donc 'zoo'planctonique), est encore largement utilisée de nos jours. Dans un souci de clarté, nous qualifierons dans la suite de ce manuscrit de phytoplancton, l'ensemble des organismes planctoniques exclusivement autotrophes et de zooplancton ceux strictement hétérotrophes.

Une fois encore, notons ici la définition écologique et fonctionnelle (partage d'une même niche écologique) plutôt que taxonomique/phylogénétique attribuée aux termes plancton et phytoplancton. Le phytoplancton est donc un groupe largement polyphylétique.

Les organismes phytoplanctoniques, en tant que producteurs primaires, constituent le premier maillon des réseaux trophiques aquatiques. Ces organismes photosynthétiques, dont la taille est largement inférieure à celle de leurs homologues terrestres, représentent moins de 1% de la

biomasse totale de producteurs primaires à l'échelle du globe et sont néanmoins responsables de 45% de la production primaire annuelle nette à la surface de la terre (Falkowski *et al.*, 2004) et de plus de 75% de la productivité primaire à l'échelle des océans. Cette très forte efficacité photosynthétique est rendue possible notamment par un rapport surface/volume important, des temps de génération courts, l'absence de tissus de soutien (présents en quantité importante chez les végétaux terrestres) ou encore un taux de respiration faible, leur permettant d'optimiser leur rendement et d'améliorer considérablement leur productivité (ratio production/biomasse).

La production primaire océanique permet donc d'assurer un transfert de matériel organique vers les échelons trophiques supérieurs par l'intermédiaire du broutage que le zooplancton herbivore exerce sur le phytoplancton. D'autre part, la biomasse phytoplanctonique joue un rôle important dans le cycle biogéochimique du carbone via la séquestration de carbone atmosphérique et son export potentiel vers l'océan profond (fig. 1.2). Elle peut aussi interagir fortement avec le cycle de la silice (frustules en silice des diatomées, squelette des radiolaires) ou celui des carbonates (foraminifères, coccolithophoridées).

Le phytoplancton est composé d'une immense diversité d'organismes, cette dernière pouvant être interprétée à différents niveaux. D'une part, la diversité dite **taxonomique** (souvent représentée par l'intermédiaire de la diversité **spécifique**) permet un regroupement des individus au sein de groupes basés sur des ressemblances à la fois morphologiques, écologiques et/ou phylogénétiques (i.e. espèces). Il existe dans la littérature de nombreuses définitions du concept d'espèce; la plus majoritairement reconnue étant celle de Ernst Mayr (1942) selon laquelle «une espèce est une population ou un ensemble de populations dont les individus peuvent effectivement ou potentiellement se reproduire entre eux et engendrer une descendance viable et féconde, dans des conditions naturelles».

D'un point de vue taxonomique, la diversité du phytoplancton s'exprime par exemple au travers de plusieurs millions d'espèces, réparties entre les trois grands domaines du vivant que sont les archaebactéries, les bactéries et les eucaryotes. La majeure partie d'entre elles n'a probablement pas encore été mise en évidence. Celles-ci sont ordinairement décrites à partir d'observations microscopiques d'organismes issus d'échantillonnages en milieu naturel ou de cultures en laboratoire. Plus récemment, l'émergence de techniques moléculaires à grande échelle (métagénomique, barcoding etc.) a permis des avancées remarquables en matière de caractérisation et de compréhension de la diversité taxonomique des micro-organismes marins (DeLong et Pace, 2000; Doney *et al.*, 2004).

D'autre part, la biodiversité dite «**fonctionnelle**», qui peut encore être qualifiée de diversité

écologique, regroupe des organismes et/ou des espèces sur la base de similarités de fonctionnement (ex. utilisation de la silice). Ce type de diversité est fondamentalement important lorsque l'on s'intéresse aux interactions entre les communautés phytoplanctoniques et leur environnement.

Dans le cadre de ma thèse et dans la suite de ce manuscrit, deux facettes complémentaires de la diversité au sein des organismes autotrophes seront abordées. La première concerne la diversité fonctionnelle, au travers de groupes génériques, tels que présentés en §.1.1.1. La seconde s'intéresse à la diversité phénotypique (comme proxy de la diversité spécifique), chaque phénotype étant défini par un ensemble de traits (ici fonctionnels) lui étant propre (voir §.1.1.2). Ainsi, chaque phénotype simulé est représentatif d'une pseudo «espèce», qui n'a cependant pas de réalité sur le plan génétique.

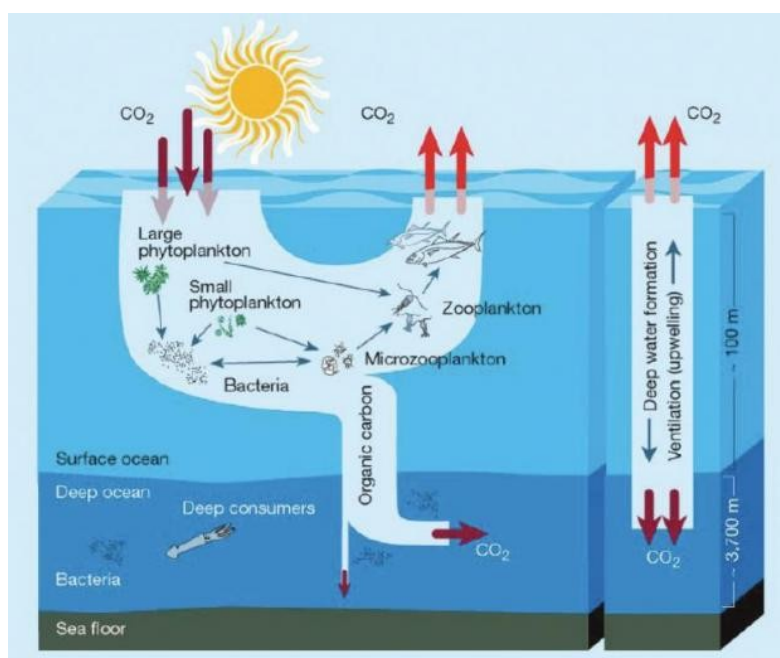


Figure 1.2 : Cycle du carbone, d'après Chisholm, 2000

1.1.1 La biodiversité : un lien entre écologie et biogéochimie au sein de l'écosystème

Les concepts de diversité fonctionnelle et phénotypique seront explicités dans cette partie ainsi que les mécanismes moteurs de cette diversité et la relation entre diversité et productivité/stabilité au sein des écosystèmes.

1.1.1.1 La diversité fonctionnelle

L'immense diversité phénotypique observée au sein du phytoplancton implique un nombre considérable de caractéristiques physiologiques, métaboliques et écologiques, qui présentent de larges gammes de variabilité au sein desquelles se répartissent les organismes qui composent les communautés. Cette diversité impacte donc la façon dont les organismes interagissent avec leur environnement et joue un rôle clé dans la stabilité, la résilience et le fonctionnement des écosystèmes marins (Ptacnik *et al.*, 2008).



Figure 1.3 : Diversité du plancton marin, d'après <http://www.planktonchronicles.org>

Certains de ces organismes peuvent néanmoins être regroupés selon certains critères. Le concept de groupe fonctionnel a ainsi d'abord été défini en écologie terrestre comme un groupe d'organismes qui partagent des caractéristiques morphologiques, physiologiques, biogéochimiques et/ou des réponses communes aux conditions environnementales. Ainsi Lavorel *et al.*, 1997 décrivent différents critères permettant de regrouper les plantes terrestres au sein de groupes fonctionnels :

- une corrélation naturelle entre les attributs biologiques
- une correspondance entre les stratégies d'adaptation à des patrons de ressources particuliers

- un rôle en commun dans l'écosystème et un même type de réponse aux variations de facteurs environnementaux

Pour ce qui nous intéresse, on peut donc définir au sein du plancton, en se basant sur la taille et les interactions chimiques existant entre les espèces planctoniques et leur environnement, un certain nombre de groupes fonctionnels, également appelés 'guildes' ou 'types fonctionnels' (en anglais, 'Plankton Functional Type').

Le premier des critères distinctifs des groupes fonctionnels concerne donc 'les attributs biologiques' dont le plus remarquable est celui de la taille (fig. 1.3). En effet, la gamme de taille représentative du phytoplancton marin s'étend de moins de un micromètre (cyanobactéries des genres *Prochlorococcus* et *Synechococcus*) jusqu'à des organismes dont la taille atteint plusieurs centimètres (grosses diatomées) (le plancton autotrophe de plus grande taille existe mais est beaucoup plus minoritaire en termes de production primaire et ne nous intéressera pas dans le cadre de ce manuscrit). De la même façon, la forme varie elle aussi largement entre les espèces, leur conférant des caractéristiques écologiques différentes (vitesse de sédimentation, résistance à la prédation). Ces différences physiologiques sont à l'origine de disparités en termes de réponses aux conditions environnementales. Ainsi, l'acquisition des nutriments ou encore l'efficacité photosynthétique vont dépendre de ces caractéristiques morphologiques et physiologiques (Chisholm *et al.*, 1992).

Par conséquent, le cycle du carbone et certaines autres propriétés émergentes des écosystèmes sont directement influencés par la structure en taille des populations de producteurs primaires, elle-même façonnée par les facteurs environnementaux, de type physique (profondeur mélangée, courantologie), chimique ou biologique, via les processus d'adaptation et de sélection naturelle.

En complément des distinctions liées à la taille et ses conséquences sur le fonctionnement des organismes phytoplanctoniques, des spécificités de fonctionnement biogéochimiques existent. Le regroupement en groupes fonctionnels associe donc des organismes planctoniques ayant une ou plusieurs fonctions biogéochimiques en commun (Totterdell *et al.*, 1993 ; Falkowski *et al.*, 2003) mais pouvant provenir des lignées génétiques parfois éloignées.

Les caractéristiques et fonctions écologiques au sein du plancton étant extrêmement variées, il serait difficile d'en dresser une liste exhaustive. Cependant, il est possible de citer les principaux classiquement identifiés :

- **Plancton siliceux** (principalement des diatomées, auxquelles il est possible d'ajouter les radiolaires et les silico-flagellés)

Ce groupe intervient dans le cycle du silicium. Les diatomées font partie du micro-phytoplancton. Elles sont généralement parmi les organismes dont la taille (diamètre >10 µm) est la plus importante des assemblages phytoplanctoniques et sont reconnues comme ayant un taux de croissance rapide et une faible affinité pour les nutriments (phosphore, fer etc.). Ces propriétés font des siliceux le groupe dominant dans les environnements côtiers, turbulents et enrichis en nutriments par des apports terrestres (Falkowski *et al.*, 2004); et dans l'océan ouvert de surface lors de blooms saisonniers qui font suite à des épisodes d'enrichissement aux moyennes et hautes latitudes de l'océan polaire et tempéré (Guillard et Kilham, 1978). La faible affinité pour la lumière des diatomées, en comparaison à des cellules de plus petite taille (Kiorbo *et al.*, 1993) ne leur permet de se développer que lorsque les conditions d'éclairement sont suffisantes, c'est-à-dire la plupart du temps lors des épisodes de stratification de la colonne d'eau (pendant lesquels les cellules phytoplanctoniques sont maintenues près de la surface, éclairée, de l'océan); typiques des conditions printanières aux latitudes tempérées. Grâce à l'acquisition rapide des ressources (associée à leur grande capacité de stockage intracellulaire) et la taille importante des cellules, le groupe des siliceux présente la plus forte contribution à la production primaire, soit 40% dans l'océan global. De par la forme de leur frustule en silice (fusiformes ou ovoïde), les diatomées contribuent également largement à l'export de la matière organique vers l'océan profond (Dugdale et Wilkerson, 1998).

- **Plancton calcifiant** (e.g. coccolithophoridés (autotrophes), foraminifères et ptéropodes (hétérotrophes))

Ce deuxième groupe joue un rôle important sur le cycle des carbonates et sur l'alcalinité océanique, en lien avec le changement climatique et en particulier l'acidification des océans. En effet, ces organismes utilisent les ions bicarbonates (HCO_3^-) pour former, par l'intermédiaire de la calcification ($\text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^-$) des carbonates de calcium (CaCO_3). Cette transformation, dont l'un des produits directs est le dioxyde de carbone (CO_2) crée un déséquilibre dans le cycle du carbone océanique en augmentant la pCO_2 océanique et en réduisant le flux de carbone inorganique de l'atmosphère vers l'océan (Wolf-Gladrow *et al.*, 1999). Parmi eux, les coccolithophoridés (dont fait partie l'espèce *Emiliania huxleyi*), plutôt ubiquistes, ont néanmoins une affinité prononcée pour les fortes intensités lumineuses et les conditions relativement oligotrophes. Dans certaines conditions,

ils peuvent générer d'importants blooms (Raitso *et al.*, 2006), comme par exemple à la fin du bloom printanier de diatomées dans l'Atlantique Nord, lorsque la colonne d'eau se vide en nutriments et que la stratification se met en place (Holligan *et al.*, 1993).

- **Diazotrophes**

Certains organismes phytoplanctoniques sont capables d'utiliser directement l'azote atmosphérique comme source d'azote additionnelle ou principale. Cette fixation de diazote (N₂) depuis l'atmosphère représenterait 80-160 Tg N par an à l'échelle de l'océan global (d'après Gruber et Sarmiento, 1997). Le plus connu des organismes diazotrophes est la cyanobactérie du genre *Trichodesmium* mais il est aujourd'hui reconnu qu'un grand nombre de micro-organismes pourrait être capable de diazotrophie dans l'océan (Zehr *et al.*, 2001). De la même manière que les organismes autotrophes calcifiants, il semble que ce groupe fonctionnel des diazotrophes soit préférentiellement rencontré dans les zones oligotrophes (basses latitudes), appauvries en nitrates et relativement bien éclairées. Cependant, les besoins en fer de ces organismes sont relativement élevés et leur croissance est généralement limitée par les concentrations en fer de l'océan (Monteiro *et al.*, 2010).

- **Le genre *Prochlorococcus***

Le groupe des organismes du genre *Prochlorococcus* possèdent une très faible affinité pour les formes oxydées de l'azote (nitrates et nitrites) et utilisent donc préférentiellement l'ammonium. Ces organismes procaryotes, de très petite taille (inférieure à 1 micromètre) et qui affectionnent les environnements fortement oligotrophes, sont présents de façon ubiquiste dans la plupart des océans mais ne sont dominants en termes de biomasse que dans les régions tropicales. La prise en compte de ce groupe fonctionnel a été considérée dans plusieurs études de modélisation avec des résultats cohérents en termes de biorégionalisation (Follows *et al.*, 2007 ; Bragg *et al.*, 2010).

D'autres groupes fonctionnels peuvent être définis au sein du phytoplancton en fonction des processus auxquels l'on s'intéresse. Certaines études considèrent par exemple l'ensemble des producteurs de sulfure de diméthyle (DMS) (Le Quéré *et al.*, 2005). Produit en grande quantité par certains dinoflagellés, certains coccolithophoridés, ou encore par le genre *Phaeocystis*, ce composé très volatile est susceptible d'être oxydé en une grande variété de composants dont des aérosols responsables de noyaux de condensation (nuages) modifient l'albédo de la terre avec une rétroaction sur le climat (Andreae et Crutzen, 1997).

Les groupes définis précédemment concernent le phytoplancton (i.e. plancton autotrophe). De la même manière, le plancton hétérotrophe (zooplancton) pourrait être décomposé en plusieurs sous-groupes, en fonction du rôle trophique des organismes. Ainsi, dans les modèles, il est souvent défini par classes de taille: proto- ou micro-zooplancton (flagellés hétérotrophes, ciliés, appendiculaires) et méso-zooplancton, dominé par les copépodes (on peut éventuellement prendre en considération une troisième classe appelée macro-zooplancton (*Euphausiacea*, *Amphipoda* etc.)). Le zooplancton, strictement hétérotrophe, peut alternativement se nourrir de proies autotrophes ou producteurs primaires (zooplancton herbivore), de proies carnivores (prédation sur d'autres organismes zooplanctoniques par exemple) ou de matière détritique.

Cependant, il existe au sein du plancton des organismes capables de combiner à la fois croissance autotrophe et hétérotrophe sont qualifiés de mixotrophes. En effet, il existe une reconnaissance croissante de l'importance de ce groupe fonctionnel au sein des protistes marins (Flynn *et al.*, 2012) et de la nécessité de les prendre en compte dans les études concernant les interactions plancton/fonctionnement de l'écosystème et cycles biogéochimiques, notamment en modélisation. La présence de ce mode d'alimentation, loin d'être exceptionnel à l'échelle des océans, permettrait à ces organismes; capables entre autres de phagotrophie (soit en conditions limitantes en lumière ou en nutriments pour la croissance autotrophe, soit de façon permanente) de renforcer les transferts trophiques en facilitant le lien entre boucle microbienne et croissance photosynthétique (Sanders, 1991). Au niveau taxonomique, si auparavant, il était admis que la mixotrophie existait exclusivement au sein des dinoflagellés, il est aujourd'hui reconnu que ce trait physiologique existe chez la plupart des micro-organismes marins (procaryotes et eucaryotes), à l'exception probable des diatomées. L'incorporation d'organismes mixotrophes dans les modèles (Stickney *et al.*, 2000, Mitra et Flynn, 2010) a, entre autres, permis d'améliorer leur représentation de la production primaire, en accord avec les observations.

La classification en groupes fonctionnels au sein du phytoplancton, bien que nécessitant un choix à priori des critères discriminants, apparaît donc comme une approche utile pour appréhender et comprendre les liens entre le fonctionnement des écosystèmes et la composition des assemblages microbiens ainsi que leurs éventuelles modifications futures sous l'effet de changements environnementaux (Barton *et al.*, 2013)

1.1.1.2 Diversité phénotypique : traits et trade-offs

Les groupes fonctionnels décrits précédemment, l'analyse de leurs interactions avec l'environnement et l'évaluation de leurs performances dans un milieu donné sont déterminés par les traits de vie des organismes (Anderson, 2005 ; Le Quéré *et al.*, 2005, Litchman *et al.*, 2006). Selon McGill *et al.* (2006), un trait est un paramètre, mesurable au niveau individuel, qui peut être comparé entre les individus et à l'échelle spécifique. Il peut être défini sur le plan morphologique (taille, forme, formation de colonies), métabolique (acquisition des nutriments, production de toxines), comportemental (techniques de prédation, mobilité) ou encore à partir du cycle de vie des organismes (stade larvaire, type de reproduction).

Un trait **fonctionnel** est donc un paramètre qui influence les performances ou la survie d'un(e) individu/espèce (en anglais 'fitness') et son effet sur le fonctionnement de l'écosystème par rapport aux conditions environnementales (McGill *et al.*, 2006).

Pour une espèce donnée, l'ensemble des traits qui lui sont propres définit sa niche écologique, c'est à dire l'ensemble de conditions environnementales (biotiques et abiotiques) dans lesquelles elle est capable de se développer et survivre. Pour chaque variable environnementale (température, turbulence, concentrations en éléments nutritifs etc.), les intervalles de valeurs pour lesquels une espèce peut survivre sont mesurés à partir d'expérience en laboratoire (où il est possible de contrôler tous les paramètres du milieu afin de n'en faire varier qu'un seul à la fois) et de données de terrain. Pour ce faire, l'état physiologique est mesuré à partir de paramètres métaboliques tels que le taux de croissance (nombre de doublement du nombre de cellule ou de la biomasse par unité de temps), l'efficacité photosynthétique (courbes photosynthèse/irradiance) ou encore la quantité de nourriture ingérée ou assimilée. Différents types de réponses physiologiques peuvent être envisagés en fonction des traits éco-physiologiques de l'espèce et des variables considérées. Celles-ci peuvent être directement linéaires ou présenter un seuil d'inhibition, à partir duquel l'efficacité de la réponse stagne voire devient négative. Un exemple de réponse fonctionnelle est celui de la relation entre le taux de croissance et la température, qui est un paramètre important pour le contrôle de la croissance phytoplanctonique. (fig. 1.4). Un autre exemple théorique concerne les différents types de réponse de Holling (Holling 1965), reliant l'évolution d'un stock de proies et le taux d'ingestion de leur prédateur (fig. 1.5), qui sont largement utilisés dans les modèles pour simuler la réponse du zooplancton aux variations de biomasse phytoplanctonique .

Lorsque l'on combine les réponses fonctionnelles d'une espèce aux différents paramètres environnementaux, l'espace multidimensionnel (hypervolume) obtenu constitue sa **niche écologique fondamentale** (ou niche théorique), c'est à dire la gamme de paramètres environnementaux dans lequel il est capable de se développer en l'absence d'interaction avec d'autres organismes. Cette niche devient néanmoins davantage limitée lorsque l'on s'intéresse à la présence et à la croissance effective de l'espèce dans un environnement donné, du fait de la variabilité des forçages environnementaux et des interactions avec les autres organismes (compétition pour la ressource, prédation etc.). Cette nouvelle niche, plus restreinte que la première, dans laquelle elle va être effectivement présent(e) dans les conditions naturelles, est appelée la **niche réalisée**. Les principales variables environnementales qui modulent la répartition des espèces phytoplanctoniques et les traits de vie qui en découlent sont listés ci-dessous.

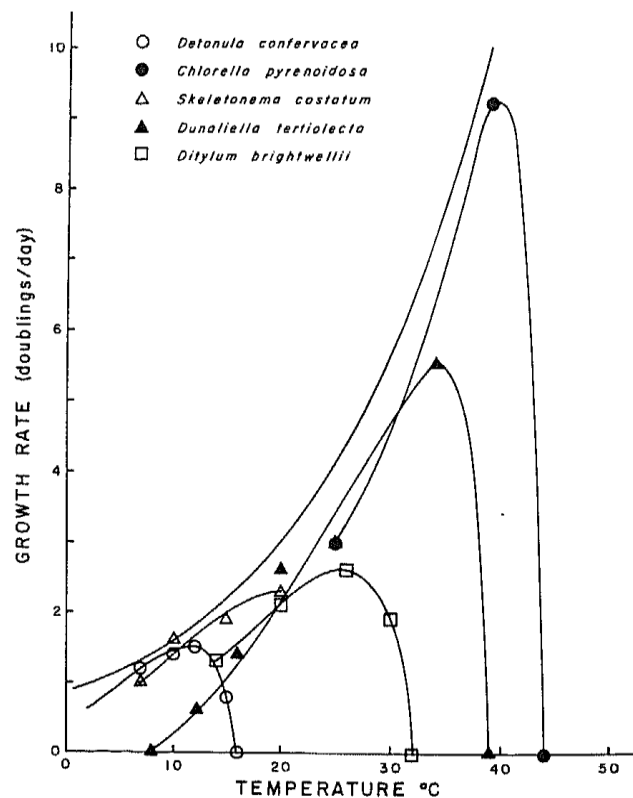


Figure 1.4 : Taux de croissance en fonction de la température pour différentes espèces de micro-algues, d'après Eppley, 1972

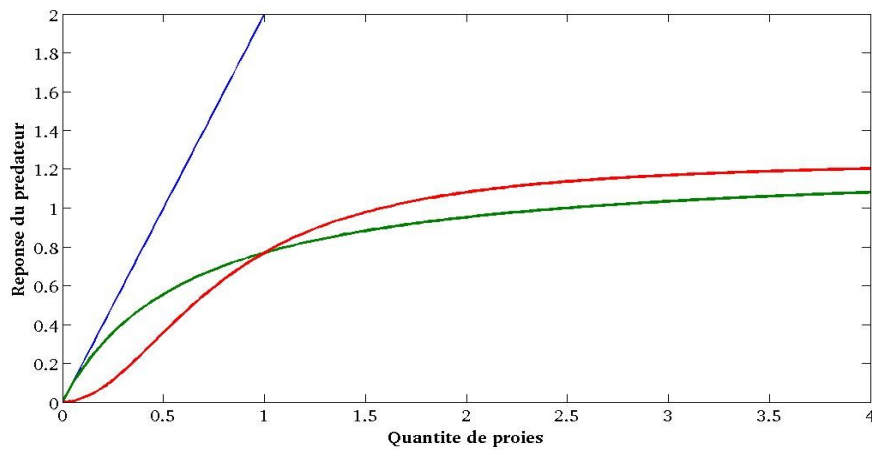


Figure 1.5 : Différents types de réponses fonctionnelles, d'après Holling, 1965. Bleu : type I, vert: type II et rouge : type III

– Lumière

Fortement variable dans les environnements aquatiques du fait de son atténuation rapide avec la profondeur, la lumière est un paramètre limitant de la croissance phytoplanctonique. Les longueurs d'onde (λ) infrarouges (supérieures à 800 nanomètres) sont absorbées dans les premiers millimètres de la colonne d'eau, alors que la lumière visible est absorbée d'autant plus rapidement avec la profondeur que sa longueur d'onde est élevée (dans les premiers mètres pour le rouge/orangé ($\lambda \approx 600-700$ nm) et de l'ordre de quelques dizaines de mètres pour le bleu ($\lambda \approx 400$ nm) (fig. 1.6).

La loi de Beer-Lambert permet de définir l'intensité lumineuse à une profondeur donnée $I(z)$ en fonction de la lumière incidente en surface (I_0) et de l'atténuation dans la colonne d'eau :

$$I(\lambda, z) = I_0(\lambda).e^{-kz}$$

Où λ est la longueur d'onde, z , la profondeur et k , le coefficient d'absorption qui dépend de la concentration de chlorophylle et de matière en suspension.

La charge en particules (matière organique et inorganique dissoute et suspension dans la colonne d'eau) constitue donc un facteur déterminant de la quantité de radiations disponible pour la photosynthèse. Ainsi, dans les régions côtières, fortement enrichies (apports terrigènes, concentrations chlorophylliennes élevées) et pour lesquelles la turbidité est importante, la lumière sera plus rapidement absorbée que dans l'océan ouvert.

Les organismes planctoniques autotrophes possèdent différents traits leur permettant d'optimiser l'utilisation de la lumière en fonction de l'intensité des radiations et du spectre disponible pour la photosynthèse (Huisman et Weissing, 1994). La composition pigmentaire, dont dépend l'efficacité photosynthétique, varie dans une large mesure entre les espèces (adaptation) ainsi que pour une même espèce ou population en fonction des conditions environnementales (acclimatation). Les courbes photosynthèse-irradiance permettent de relier simplement lumière et taux de croissance (fig. 1.7). La pente de cette courbe (α) est un trait spécifique. Elle est positive pour de faibles concentrations puis sature à une valeur de photosynthèse spécifique (P_{max}) pour une valeur d'irradiance donnée (I_{opt} : intensité lumineuse disponible est optimale pour la photosynthèse). Au delà de ce seuil, l'efficacité photosynthétique peut alors, selon les cas, diminuer ou non, sous l'effet de la photoinhibition. Ces trois paramètres (α , P_{max} et I_{opt}) sont les trois principaux traits d'acquisition de la lumière qui sont retenus au sein du phytoplancton.

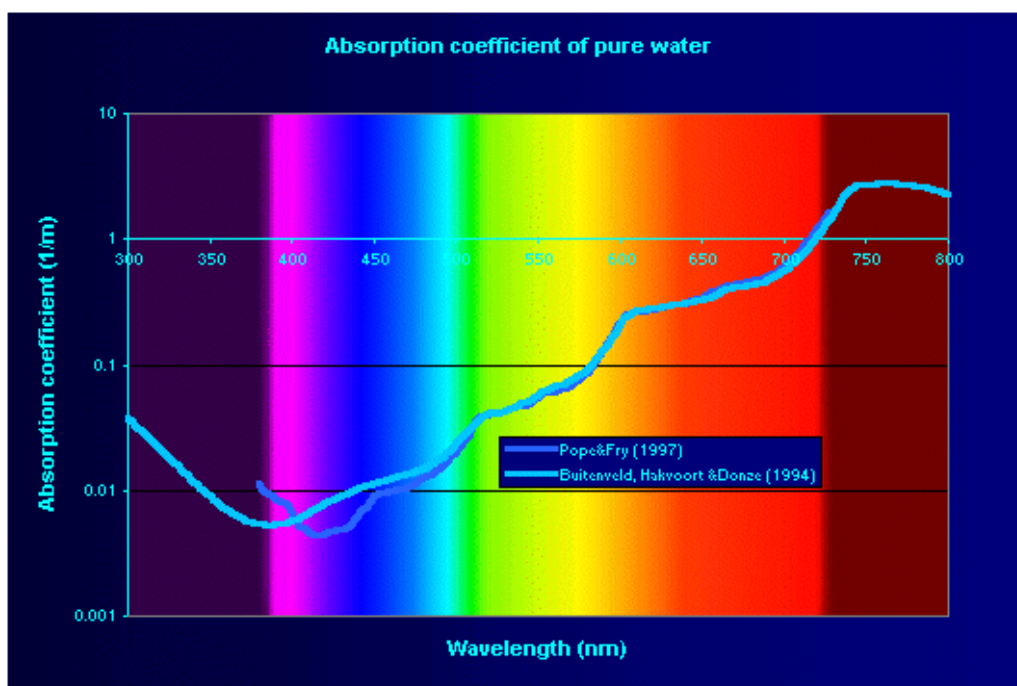


Figure 1.6 : Coefficient d'absorption (m^{-1}) en fonction de la longueur d'onde dans une eau claire (adapté à partir de Pope et Fry, 1997 et Buitenveld *et al.*, 1994)

Les cellules de grande taille sont habituellement décrites comme étant de mauvaises compétitrices pour la lumière, en partie du fait de leur faible rapport surface/volume (Finkel, 2001 ; Kiorboe *et al.*, 1993). D'autre part, les cyanobactéries présentent un paramètre α plus important mais sont plus sensibles à la photo-inhibition que les coccolithophoridés, les diatomées ou les organismes du genre *Prochlorococcus* par exemple.

– Température

La température est largement reconnue comme un paramètre important qui gouverne la répartition des espèces (terrestres et aquatiques) à la surface de la terre. De nombreuses fonctions métaboliques utilisent des voies enzymatiques telles que la photosynthèse, la respiration, la croissance, les déplacements et sont fortement dépendantes de la température (Eppley, 1972). Cette dépendance peut être caractérisée par la loi de Q_{10} , qui mesure l'amplitude de la variation (généralement positive) d'une fonction métabolique lors d'une augmentation de température de 10 °C (de l'ordre de 2 pour la plupart des fonctions métaboliques). Les optima de température varient dans une large mesure entre les espèces et groupes fonctionnels. Par exemple, les cyanobactéries semblent avoir des optima de température particulièrement élevés (Huisman *et al.*, 2005). Cette dépendance à la température pourrait être d'une importance capitale pour les études concernant un éventuel réchauffement de la température dans les océans pour les siècles à venir.

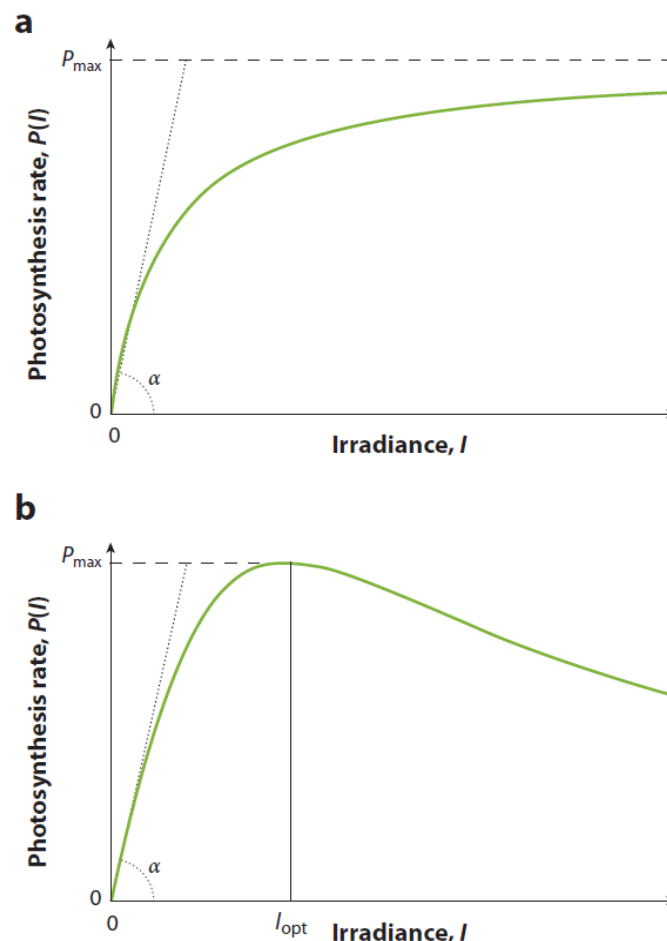


Figure 1.7 : Courbes Photosynthèse-Irradiance (a) saturante et (b) avec photo-inhibition et paramètres caractéristiques : I_{opt} = lumière optimale, P_{\max} = taux maximal de photosynthèse et α = pente de la courbe. D'après Litchman et Klausmeier, 2008

– Nutriments

Les macronutriments importants pour la synthèse de matière organique par le phytoplancton marin sont le phosphore, l'azote, le fer, et la silice (dans le cas des diatomées et des silico-flagellés) auxquels s'ajoute une multitude de micro-nutriments comme le zinc, le cuivre, le manganèse etc.

Les traits de croissance inhérents à leur utilisation sont utilisés pour paramétrer deux principaux types de modèles de croissance qui servent à décrire les dépendances de la croissance à la concentration de nutriments. Ainsi, on distingue classiquement les modèles de type Monod (1942,1949), pour lesquels l'assimilation des nutriments est directement liée à la concentration dans le milieu avec une réponse de type Michaëlis-Menten (plateau de saturation et constante de demi-saturation (k)), des modèles dits «à quotas» pour lesquels l'absorption de nutriments est découplée de l'assimilation (Droop, 1973 ; Grover,1991) qui font l'hypothèse d'un quota interne pouvant servir de «réserve» en éléments nutritifs. Les différents traits à prendre en compte sont donc le taux de croissance maximal (en l'absence de limitation par les nutriments), μ_{\max} , la constante de demi-saturation $k_{1/2}$ (pour la croissance dans le cas du modèle de type Monod et pour l'absorption des nutriments dans le milieu pour le modèle de type Droop) ainsi que les quotas internes minimal (Q_{\min}) et maximal (Q_{\max}) le cas échéant. De la même manière que pour la lumière et la température, ces paramètres sont amenés à varier avec les conditions environnementales (Litchman *et al.*, 2004) de même qu'entre les principaux groupes de producteurs primaires.

Il existe différentes stratégies liées à l'utilisation des nutriments (Sommer, 1984). La première regroupe les organismes à fort taux de croissance, capables de se développer, ou de stocker des nutriments, très rapidement lors des augmentations de concentrations en nutriments (il s'agit par exemple de certaines espèces de diatomées). Une seconde catégorie concerne à l'inverse les espèces à forte affinité pour les nutriments, qui possèdent un taux de croissance faible mais des constantes de demi-saturation relativement faibles. On distingue donc deux stratégies opposées. La première, celle des organismes à fort taux de croissance et faible affinité pour les nutriments, est appelée **stratégie r** (r = taux de croissance) ou «opportunistes». Elle est dominante au sein des organismes de grande taille (la plupart des diatomées et certains dino-flagellés). Ces organismes, qualifiés d'opportunistes sont de bons compétiteurs dans les environnements turbulents et fortement contrastés (Dutkiewicz *et al.*, 2009; Barton *et al.*, 2014), peu limités par les nutriments. A l'opposé, les organismes à plus faible taux de croissance et forte affinité pour les nutriments, appelés 'spécialistes', ou **stratégies K** (K = constante de demi-saturation) ou «gleaners», sont souvent de taille réduite (coccolithophoridés, *Prochlorococcus*) et sont théoriquement avantagés par les environnements stables, de préférence oligotrophes (MacArthur et Wilson, 1967 ; Grover, 1991).

D'autres traits concernant l'utilisation des nutriments peuvent être soulignés et ne seront pas développés dans ma thèse : utilisation de l'azote atmosphérique par les diazotrophes, mixotrophie etc.

– **Présence de prédateurs**

Le phytoplancton doit aussi faire face à une forte pression de prédation. Les interactions entre les organismes autotrophes et leurs prédateurs peuvent être expliquées par différents modèles (cf. réponses de Holling de type 1, 2 et 3). Il existe différentes stratégies pouvant permettre au phytoplancton d'échapper à la prédation telles qu'une modification de taille et/ou de forme les rendant moins accessibles aux prédateurs, une inadéquation nutritionnelle (rapport carbone/nutriments élevé), la mobilité ou encore la production de toxines (Huisman *et al.*, 2005) ou de mucilage etc. Un grand nombre de traits concerne donc la résistance/vulnérabilité à la prédation (McGill *et al.*, 2006).

En résumé, la variabilité des conditions physiques, chimiques et biologiques du milieu (et donc celle des variables qui viennent d'être décrites) va conduire à la sélection d'organismes/de traits adaptés et compétitifs dans une région donnée, permettant l'apparition de différentes niches écologiques. Ainsi émerge, associée à ces conditions environnementales fortement hétérogènes, une biogéographie à la fois des différents groupes fonctionnels et de la composition phénotypique des communautés (en termes de traits) dans l'océan global. Une représentation de la composition des communautés le long du gradient environnemental, basée sur une approche par groupes fonctionnels ; a été proposée par Ramon Margalef en 1978 et est schématisée dans le célèbre «mandala de Margalef» (fig. 1.8), dans lequel les organismes de grande taille et à fort taux de croissance (stratégies r) sont opposés aux stratégies K.

Comme souligné précédemment, l'un des traits les plus importants dans la structuration des communautés est la taille des cellules (relations allométriques entre la taille et de nombreux taux métaboliques). Par exemple, il existe une relation forte entre la taille des cellules et leur taux de croissance/affinité pour les nutriments (Litchman *et al.*, 2007). De la même façon, les taux de respiration, la sensibilité à la lumière ou encore la vitesse de sédimentation sont fortement dépendantes de la taille. Un grand nombre de modèles s'est ainsi attaché à contraindre les valeurs des traits par des relations allométriques empiriques, réduisant ainsi le champ des possibles au sein des groupes fonctionnels et permettant une représentation réaliste des valeurs observées dans l'océan (Amstrong, 1994 ; Litchman et Klausmeier, 2008; Baird et Suthers, 2007 ; Stock *et al.*, 2008 (modèles en classe de taille) ; Follows *et al.*, 2007 ; Ward *et al.* 2012 ; Ward *et al.*, 2013).

Toutefois, la relation entre taille des cellules et taux de croissance au sens strict ne semble pas triviale. Alors qu'un nombre important de données d'expérimentations démontre une relation négative entre la taille et le nombre de divisions par jour (Tang *et al.*, 1995), d'autres études mettent au contraire en évidence une augmentation du taux de croissance maximal avec l'augmentation de la taille des cellules (Litchman *et al.*, 2007 ; Mei *et al.*, 2009). Un des problèmes mis en évidence par ce type de résultats est l'opposition entre taux de croissance réel (en termes de biomasse totale) et l'acquisition des ressources (lumière et nutriments). De fait, il semblerait que les cellules de grande taille, qui sont généralement les plus rapides en termes de taux d'absorption des ressources, ne soient pas nécessairement les plus efficaces en termes de taux de croissance au sens strict (accumulation de biomasse par unité de temps) du fait de leur importante capacité de stockage. Cependant, ce processus ne peut être pris en considération si l'on utilise un modèle de croissance de type Monod, ne prenant pas en compte les réserves intracellulaires en éléments nutritifs.

Par ailleurs, la littérature montre, d'une façon générale, que si le taux de croissance maximal augmente entre les différents groupes fonctionnels de taille croissante, il semble diminuer avec la taille au sein d'un groupe phytoplanctonique (diatomées, etc.) (Ward *et al.*, 2012 ; Irwin *et al.*, 2006). Aussi, Maranon *et al.*, 2013 ont démontré, à l'aide de 22 espèces de phytoplancton appartenant à 6 groupes fonctionnels différents, une relation unimodale entre taux de croissance et volume cellulaire. Ainsi, l'optimum de taille, correspondant à une croissance optimale de $\sim 1 \text{ jr}^{-1}$ est obtenu pour une taille intermédiaire d'environ $102 \mu\text{m}$. Leurs résultats montrent une décroissance du taux de croissance avec l'augmentation de la taille au sein des groupes de grande taille (diatomées et dinoflagellés), en accord avec les résultats de Tang *et al.*, 1995 mais à l'inverse, une augmentation de la croissance avec la taille pour les groupes de plus petite taille (cyanobactéries, chlorophytes et coccolithophoridés). En revanche, cette même étude montre une corrélation positive entre taille cellulaire et taux maximal d'absorption (V_{max}), tous groupes confondus, ce qui va dans le sens d'une diminution de la croissance nette du fait du stockage intracellulaire pour les cellules de grande taille (diatomées).

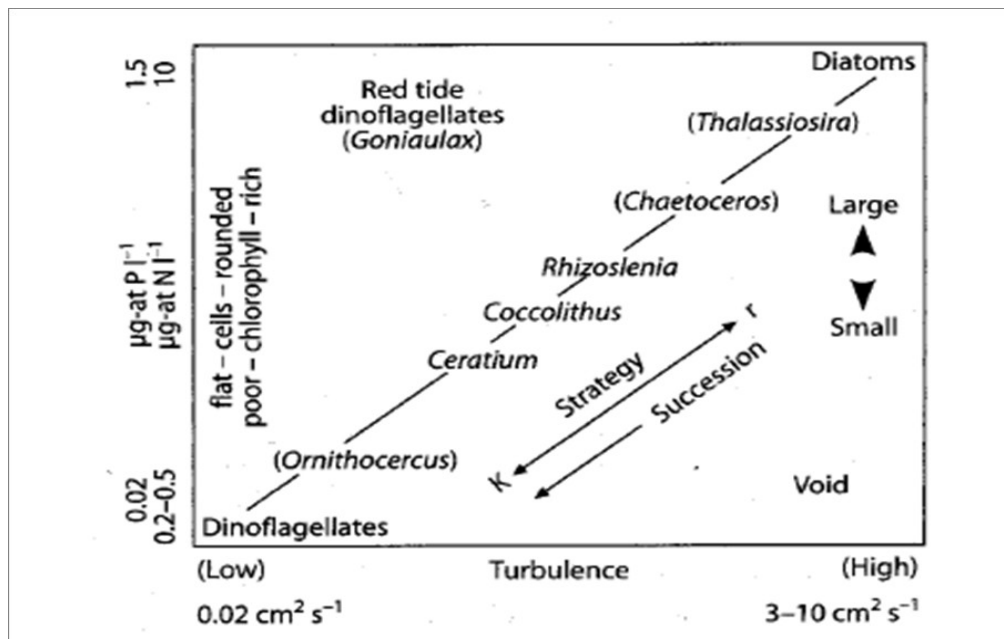


Figure 1.8 : Mandala de Margalef, 1978

Nous avons vu que les traits de vie sont la plupart du temps inter-corrélés (μ_{\max} , $k_{1/2}$). Généralement, ces corrélations sont l'expression de trade-offs (compromis), qui résulteraient de stratégies d'adaptation (Litchman et Klausmeier, 2008). En effet, certaines combinaisons de traits ne sont pas possibles, pour des raisons évidentes d'allocations énergétiques. Chacune des combinaisons possibles est avantageuse pour une fonction ou un jeu de paramètres environnementaux donnés mais peut alors être un désavantage dans d'autres conditions. Ainsi, il est impossible d'avoir dans la nature un 'super-compétiteur' dans tous les domaines (acquisition de nutriments, résistance à la prédation, à la sédimentation etc.), sans quoi ce « démon darwinien » (Follows et Dutkiewicz, 2011) exclurait totalement la possibilité pour les autres d'apparaître. Il existe donc un coût énergétique à tout avantage sélectif potentiel.

Un des trade-offs les plus connus, que nous avons déjà présenté, concerne les avantages relatifs entre taux de croissance maximum et affinité pour les nutriments (stratégies K vs. R ou bien 'Opportunistes' vs. 'Spécialistes'; Grover, 1991). Par ailleurs, la corrélation négative entre les affinités pour différentes ressources peut aussi être considérée comme un compromis (entre différents nutriments, par exemple les phosphates et les différentes formes de l'azote (Tilman *et al.*, 1982) ou encore entre les nutriments et la lumière (Passarge *et al.*, 2006 ;Yoshiyama *et al.*, 2009). Un exemple particulier concerne le trade-off entre la perte d'utilisation des nitrites pour la croissance et l'adaptation à de fortes luminosités au sein du genre *Prochlorococcus* (Bragg *et al.*, 2010). D'autres cas peuvent encore être cités comme par exemple la relation négative entre

stratégies de lutte contre la prédation et coût énergétique associé (Vage *et al.*, 2014).

En écologie, les deux contrôles principaux qui façonnent la variabilité d'une population ou d'une communauté sont associés aux ressources (termes de croissance) et aux pertes (termes de mortalité), contrôles qui donnent aussi lieu à des trade offs (Amstrong, 1994):

- « **Bottom-up control** » - “**Growth/affinity**” : stratégies r / K

En conditions limitantes, seules les espèces à forte affinité pour les nutriments sont capables de se développer. Lorsque les concentrations en sels nutritifs augmentent, un nombre croissant d'espèces est capable de co-exister mais lorsque ces concentrations dépassent un certain seuil, les espèces les plus compétitives, à forte croissance, non limitées par les nutriments, vont être capables d'exclure les autres du système et la diversité devient alors plus faible (en conditions fluctuantes, par exemple lors des blooms saisonniers de diatomées dans les latitudes polaires et tempérées). (Vallina *et al.*, 2014a).

- « **top-down** » - **compétition/vulnérabilité à la prédation**

Lorsque le succès compétitif augmente (espèces de grande taille, à fort taux de croissance), la vulnérabilité à la prédation devient plus importante. En effet, les prédateurs ont tendance à se nourrir préférentiellement sur la proie la plus abondante (Vallina *et al.*, 2014b), permettant ainsi à des cellules potentiellement moins compétitives pour la ressource de se maintenir (refuge). La prise en compte de ce type de broutage dans les modèles («kill-the-winner» theory, notée KWT dans la suite), selon lequel la proie la plus abondante sera broutée en priorité, permet de simuler artificiellement plusieurs variables zooplanctoniques théoriques en une seule variable. Le résultat est une stabilisation des réseaux trophiques et permet une forte co-existence entre les espèces, avec un effet positif sur la diversité et la productivité des écosystèmes (Thébaud et Loreau 2003 ; Proulx *et al.*, 2012b ; Vallina *et al.*, 2014b).

1.1.2 Mécanismes moteurs de la biodiversité

L'étude de la biodiversité, de par son importance dans la régulation des flux au sein de l'écosystème et dans les cycles biogéochimiques, constitue aujourd'hui un enjeu majeur en écologie. Cependant, la connaissance et la compréhension de cette diversité et de son évolution au sein des communautés planctoniques sont très limitées en comparaison aux études réalisées en écologie terrestre. Ce constat peut être en partie expliqué par le fait que, dans ce domaine, les mesures terrestres sont probablement plus aisées à réaliser que les mesures océaniques.

1.1.2.1 Adaptation locale

En 1961, Hutchinson énonça son célèbre paradoxe dans lequel il pose la question suivante : comment expliquer l'immense diversité observée au sein du plancton (et en particulier du phytoplancton) alors que le nombre de ressources est limité et que toutes les espèces sont en compétition pour ces mêmes ressources ? En effet, selon le principe de l'exclusion compétitive (Hardin, 1960; Tilman, 1982, Sommer, 1986), plusieurs espèces ne peuvent coexister sur le long terme si l'on considère qu'elles sont en compétition pour une seule et même ressource. En d'autres termes, le nombre d'espèces qui coexistent dans un environnement donné ne peut dépasser le nombre de ressources limitantes dans cet environnement. Pour chaque espèce, il est possible de définir une valeur R^* , qui correspond à la concentration de la ressource (nutriment) pour laquelle l'espèce est capable de survivre en situation d'équilibre entre ses termes de croissance et de pertes (mortalité). A partir d'un modèle de croissance classique type Monod, pour une espèce j dont la concentration est notée P , l'évolution temporelle de la biomasse et la concentration à l'équilibre pour une ressource notée N s'écrivent :

$$\frac{dP_j}{dt} = \mu_m \frac{N}{N + k_N} P - mP$$

$$R_j^* = \frac{k_N * m}{\mu_m - m}$$

Où k_N est la constante de demi-saturation en ressource N , μ_m le taux de croissance maximal en l'absence de limitation par N et m le terme de pertes (incluant à la fois mortalité par prédation et mortalité naturelle, auxquelles s'ajoutent éventuellement les termes de transport passif).

Théoriquement, dans un environnement stable, l'espèce avec le R^* le plus faible devrait entraîner l'exclusion compétitive et donc la disparition des autres espèces, moins compétitives pour la ressource (Tilman, 1990). Or, la forte coexistence observée au sein des assemblages naturels apparaît ne pas respecter ce fondement théorique.

Pour expliquer cette contradiction entre observations et théorie de la compétition exclusive, Hutchinson propose une hypothèse selon laquelle cet état d'équilibre (stabilité potentielle) au sein des communautés phytoplanctoniques n'est jamais atteint et la compétition exclusive n'est donc pas en mesure de se réaliser en totalité. Des changements environnementaux (état du milieu,

interactions entre espèces) ont lieu avant que l'exclusion n'ait pu se mettre en place. Ce concept a été repris par Huisman et Weissing en 1999 dans ce qu'ils appellent le «chaos compétitif». Ces mêmes auteurs ont montré le comportement instable et chaotique de la dynamique de co-existence des espèces dans un système en utilisant différents jeux de paramètres pour un nombre croissant d'espèces (5 à 8 espèces), en compétition pour trois ressources limitantes (Huisman et Weissing, 2001). Ils montrent alors qu'il n'est alors pas possible de prédire à priori l'évolution de la dynamique du système et le résultat de la compétition, le système acquérant un caractère chaotique. Sheffer *et al.*, 2003 argumentent également dans cette direction en se basant sur une loi physique selon laquelle un système contenant des oscillations internes peut conduire à une dynamique chaotique et imprévisible. Dans le cas des études de Huisman et Weissing, ces oscillations résultent uniquement des interactions entre espèces (compétition pour les ressources) et sont d'autant plus imprévisibles que le nombre d'espèces augmente.

Cependant, elles peuvent également être le résultat de variations de perturbations au niveau de l'environnement (variations saisonnières ou régimes climatiques (NAO, ENSO etc.) (Scheffer *et al.*, 2003). Cette dernière étude, tout en reconnaissant l'existence d'une compétition exclusive théorique (en conditions d'équilibre, rarement atteintes en milieu naturel), vient confirmer l'hypothèse d'Hutchinson selon laquelle la variabilité et le caractère dynamique du milieu empêchent l'apparition d'un état d'équilibre stable et favorisent la coexistence au sein du phytoplancton.

Ainsi, la diversité phytoplanctonique peut donc être, en partie au moins, expliquée par la variabilité spatiale (niches écologiques) et temporelle (par le biais de la saisonnalité par exemple (succession d'espèces)) des paramètres physiques et chimiques de l'environnement (Sommer, 1984).

Les interactions biotiques entre organismes (et en particulier les relations trophiques, par le biais de la prédation) peuvent également influencer la diversité au niveau local (Hutson, 1979). Le rôle de la prédation dans la composition des communautés phytoplanctoniques est d'autant plus marqué que, pour un prédateur donné, les proies soient multiples et que de la même façon, une proie spécifique est prédatée par plusieurs prédateurs (Amstrong, 1994 ; Prowe *et al.*, 2012a).

Comme souligné précédemment, les trade-offs jouent un rôle important dans le maintien de la biodiversité. En effet, les avantages compétitifs d'une espèce donnée sont contrebalancés par des désavantages, évitant une érosion de la diversité en permettant aux autres organismes de se maintenir dans l'environnement. La coexistence peut alors avoir lieu entre espèces qui ont un R^* semblable, bien qu'elles possèdent des traits de vie fortement éloignées (Tilman, 1990). Chesson (2000) qualifie ce mécanisme d'effet d'égalisation' (en anglais 'equalizing effect'). Cependant, cet effet ne peut suffire à lui seul à maintenir la coexistence entre espèces sur le long terme, l'avantage

sélectif ('fitness') de l'une d'entre elles étant forcément légèrement supérieur à celui des autres. Il faut alors ajouter à ce premier effet un second, qualifié d'effet 'stabilisant' ('stabilizing effect') qui va permettre d'augmenter les effets négatifs des interactions (compétition) au sein d'une espèce (par le biais de la prédation de type KWT par exemple) en comparaison aux effets négatifs inter-espèces (compétition pour la ressource), avec un effet tampon sur la compétition exclusive et donc une augmentation des temps d'exclusion compétitive.

Ce concept de maintien de la biodiversité via l'existence de trade-offs, qui soutient la théorie des niches écologiques, est en contradiction avec l'hypothèse nulle de la théorie neutre de la biodiversité (Hubbel, 2001 et 2005 ; Chust *et al.*, 2013) selon laquelle le succès et la compétitivité des espèces ne dépendent pas de leur caractéristiques écologiques, la biodiversité étant générée de façon aléatoire sous l'effet de la migration et du transport passif.

Enfin, l'évolution génétique (apparition de mutations, spéciations et extinctions) mais aussi les phénomènes d'adaptations phénotypiques (acclimatation, plasticité) des espèces sont autant de processus à même de modifier les interactions entre espèces et la coexistence. Selon Scheffer *et al.*, 2003, la dynamique observée entre les espèces phytoplanctoniques au cours d'un cycle saisonnier est du même ordre que celle observée pour les organismes terrestres (arbres) au cours de plusieurs siècles des temps géologiques, ceci en raison de leur temps de génération très faible.

1.1.2.2 Rôle de la dynamique océanique

La dispersion (advection et diffusion) des espèces phytoplanctoniques par la dynamique océanique conduit à l'apparition locale de matériel génétique nouveau et d'espèces avec des traits particuliers dans un nouvel environnement. Elle est donc aussi susceptible de modifier les paramètres de compétition et d'avoir un rôle dans la diversité observée par le biais de l'immigration.

Aussi, plusieurs études se sont attachées à étudier le rôle du transport advectif en tant que facteur structurant des communautés phytoplanctoniques et ont tenté de relier la présence et l'intensité de structures physiques (courants, tourbillons, gyres) avec la diversité. Dès 1967, MacArthur et Wilson dans leur ouvrage intitulé 'The theory of island biogeography', ont émis l'hypothèse selon laquelle le transport physique était capable d'augmenter la connectivité entre les différentes régions océaniques et donc d'induire un accroissement de la biodiversité dans des espaces isolés en prenant l'exemple des îles. De cette façon, plus les îles se trouvent éloignées d'autres îles, moins leur diversité va être impactée par le transport et moins leur richesse spécifique sera importante.

Plus récemment, de nombreuses études de modélisation se sont intéressées à l'effet de la dispersion sur la biodiversité phytoplanctonique à l'échelle de l'océan global. Ainsi, une étude de Clayton *et al.*, 2013 a comparé, en utilisant un modèle de diversité, les effets de la migration et des processus d'adaptation locale (§1.2.2) sur les communautés phytoplanctoniques simulées. Les résultats montrent une contribution majoritaire du transport passif à la diversité observée dans les régions des basses latitudes (gyres subtropicaux) alors que les régions des plus hautes latitudes sont davantage dominées par des espèces localement adaptées à leur environnement. En effet, les régions océaniques des basses latitudes constituent des environnements stables, caractérisés par des temps d'exclusion compétitive relativement longs, dans lesquels le transport advectif et donc le rôle de l'immigration sont susceptibles d'être plus importants. Finalement, Clayton *et al.*, 2013 ainsi que Levy *et al.*, 2014 montrent aussi que l'augmentation de la dispersion permet de stimuler la diversité à l'échelle locale par exemple au sein des gyres subtropicaux) mais n'a pas d'effet significatif sur la diversité à l'échelle globale, ce qui signifie que le mélange diminue les différences entre les régions.

Un autre aspect de la relation entre hydrodynamisme et diversité concerne l'effet des instabilités et de la turbulence à fine échelle sur la diversité. Barton *et al.*, 2014 mettent en évidence un effet positif de la turbulence sur la coexistence des espèces. Une augmentation de la turbulence permettrait d'accroître l'efficacité d'assimilation des nutriments par les cellules de grande taille en conditions de limitation en nutriments (oligotrophes) et lorsque le broutage est relativement important. Ces organismes sont alors capables de se maintenir malgré les conditions qui ne leur sont pas favorables habituellement (e.g. gyres de l'océan tropical).

A l'échelle de l'océan global, Barton *et al.*, 2010 décrivent néanmoins une diminution de la biodiversité lorsque l'on s'approche des hautes latitudes et donc avec l'accroissement du mélange saisonnier. Toutefois, ce gradient latitudinal de l'énergie cinétique est aussi accompagné par une augmentation des concentrations en nutriments vers les hautes latitudes entraînant une dominance des espèces de grande taille, à fort taux de croissance et une exclusion compétitive des autres espèces, susceptibles d'être à l'origine de ce gradient latitudinal de diversité. Dans ce cas, l'effet négatif du mélange saisonnier (et de la turbulence associée) sur la diversité est un effet indirect, par l'enrichissement du milieu en nutriments, qui favorise la dominance d'espèces opportunistes à fort taux de croissance en conditions non stationnaires (blooms printaniers par exemple).

Ainsi, la diversité observée dépend ici du temps de compétition exclusive, qui est fonction des taux de croissance des espèces, cette dernière mettant d'autant plus de temps à s'installer que les espèces ont un taux de croissance lent (Hutson, 1979). Ainsi, lorsque les taux de croissance sont importants (dans les environnements à forte variabilité saisonnière ou fortement enrichis en nutriments), les

temps de compétition exclusive seront courts et la diversité plus faible (Barton *et al.*, 2010 et Dutkiewicz *et al.*, 2009).

A l'échelle régionale et locale, il a également été démontré que les processus (sub-) mésoéchelles, par exemple les tourbillons ou encore les forts courants induits par les marées pouvaient avoir un impact sur la structure des communautés phytoplanctoniques et sur leur diversité (Perruche *et al.*, 2011 ; D'Ovidio *et al.*, 2010). Bracco *et al.*, 2000 proposent ainsi une solution au paradoxe du plancton de Hutchinson en démontrant l'effet des fronts et des tourbillons sur l'hétérogénéité spatiale (aux petites échelles spatiales) qui favorise le maintien de la biodiversité. Cette importance des processus physiques peut aussi impacter de manière positive les flux et le fonctionnement des écosystèmes avec un effet sur la production primaire (Levy *et al.*, 2001 ; Rivière et Pondaven, 2006) et sur l'export (Sharples *et al.*, 2007).

En conclusion, les processus physiques influent donc sur les communautés de deux manières distinctes : (1) via l'accroissement de l'hétérogénéité spatiale, permettant d'augmenter la variabilité des niches écologiques et de favoriser l'adaptation locale et (2) via le transport d'espèces et en assurant la connectivité entre différentes régions océaniques.

1.1.2.3 Relation diversité-productivité

Nous venons de voir que la compréhension des processus qui mènent à la coexistence des espèces phytoplanctoniques au sein des océans, pour lesquels plusieurs théories se croisent, sans pour autant se contredire, est encore loin d'être complète, tant les mécanismes en action sont complexes et interdépendants.

Cette question de la diversité est souvent abordée en termes de relation entre diversité, stabilité et productivité des systèmes écologiques (Duffy et Stachowicz, 2006).

Il est souvent reconnu que plus la diversité d'un système est importante, plus celui-ci va se trouver être 'stable', en termes de fonctionnement et plus sa productivité sera importante (Corcoran et Boeing, 2012). Par exemple dans le cadre du changement climatique, la diversité pourrait permettre un maintien des fonctions écologiques de l'écosystème (production primaire, capture du CO₂ atmosphérique) via le remplacement d'espèces susceptibles de disparaître par d'autres mieux adaptées aux nouvelles conditions (élévation des températures par exemple) et dont la fonction est similaire à l'espèce perdue (équivalence écologique ou redondance fonctionnelle). Aussi, selon Cardinale *et al.*, 2006, une perte de la biodiversité entraînerait une diminution des fonctions et services écosystémiques.

Une des hypothèses les plus répandues et les plus documentées en termes de relations diversité/stabilité/productivité est la théorie de l'intermediate disturbance hypothesis' (Connell, 1978 ; Reynolds *et al.*, 1993 ; Smith, 2007). Selon elle, à la fois la productivité et la diversité au sein des écosystèmes présentent un maximum pour des niveaux intermédiaires de perturbations.

Un exemple concret concerne l'effet du broutage par le zooplancton sur le phytoplancton. En effet, lorsque le broutage est très faible, l'exclusion compétitive se met en place, d'autant plus rapidement que le temps d'exclusion est rapide (i.e les taux de croissance sont élevés). De la même manière, dans le cas d'un broutage trop important, la compétition exclusive (néanmoins atténuée dans le cas d'un broutage du type KTW) entraîne la disparition des espèces dont les taux de croissance, trop faibles ne permettent pas un rétablissement de la population. En revanche, pour des niveaux intermédiaires de broutage, la coexistence est possible et la diversité augmentée (Hutson, 1979).

Plus récemment, une étude de modélisation, conduite par Vallina *et al.*, 2014a a également permis de tester cette hypothèse d'une autre manière, en simulant une relation unimodale entre la biomasse/la productivité et la richesse spécifique dans l'océan global (fig. 1.9). La première partie de la courbe (pente positive) peut être expliquée par un contrôle de type top-down, dans lequel le broutage sélectif par le zooplancton (KWT) permet de prévenir la compétition exclusive et de favoriser la coexistence (dans les basses latitudes). La courbe atteint un maximum de diversité pour des valeurs intermédiaires de productivité (biomasse), c'est-à-dire pour des valeurs intermédiaires d'apports en nutriments et donc de stabilité. En revanche, lorsque les perturbations deviennent trop importantes (pulses de nutriments dans les régions fortement contrastées des latitudes tempérées en périodes de blooms par exemple), la diversité chute (deuxième partie de la courbe). Cet état représente un état instable, dans lequel le niveau de perturbation est important et dans lequel les espèces opportunistes (diatomées) dominent fortement la biomasse.

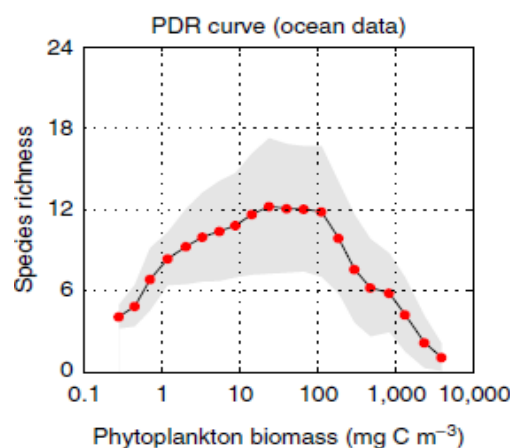


Figure 1.9 : Relation unimodale entre la biomasse et la richesse spécifique (d'après Vallina *et al.*, 2014)

1.2 Modélisation du phytoplancton : vers une complexité croissante

Trois grands types d'approches, que sont l'observation, les expériences en laboratoire et la modélisation, à la fois indissociables et complémentaires, permettent d'appréhender les grandes questions actuelles en biogéochimie et écologie marines (interactions entre espèces, réponses à l'environnement, flux biogéochimiques, diversité etc.). Le problème majeur que rencontre l'observation concerne l'hétérogénéité spatiale et temporelle des données récoltées. En effet, il est difficile voire impossible d'avoir une vision synoptique des conditions environnementales de toute une région. En outre, l'échantillonnage est généralement différé dans le temps pour les différentes stations retenues et la résolution spatiale reste limitée. En ce qui concerne l'étude de la biodiversité, Rodriguez-Ramos *et al.*, 2013 ont mis en évidence une sous-estimation de la diversité dans les échantillonnages *in situ*, probablement due aux trop faibles volumes échantillonnés, qui pourraient être à l'origine d'une «invisibilité» des espèces rares.

La modélisation mécaniste offre une solution intéressante puisqu'elle permet une synthèse de l'information contenue dans les observations, en testant des théories, dans un but de compréhension du fonctionnement des écosystèmes. L'utilisation des modèles rend possible la quantification de n'importe quelle variable ou flux à haute fréquence, à la fois dans le temps et dans l'espace. Les expériences en laboratoire, qui permettent de caractériser les particularités physiologiques et fonctionnelles d'un grand nombre d'espèces et peuvent servir de base pour la calibration de paramètres utilisés dans les modèles. Ils procurent ainsi un outil pertinent pour étudier les liens entre les différentes composantes de l'écosystème ou encore entre la biogéochimie et l'écologie (Dutkiewicz *et al.*, 2009). Un autre intérêt de la modélisation est le potentiel prédictif des modèles dans le cadre de *scénarii* (Bopp *et al.*, 2001 ; Cermeno *et al.*, 2008; Dutkiewicz *et al.*, 2013; Prowe *et al.*, 2014).

Cependant, il est primordial de garder à l'esprit que les résultats obtenus à l'aide des modèles ne sont représentatifs que d'une version simplifiée de la réalité. Le degré de complexité souhaité est fixé en fonction de la question posée et des connaissances actuelles; les résultats doivent ensuite être analysés avec le recul nécessaire, en prenant notamment en compte les effets des hypothèses simplificatrices qui ont été choisies lors de la conception de l'exercice de modélisation. Par ailleurs, les sorties de modèles doivent être validées à l'aide de données totalement indépendantes et dissociées de celles éventuellement utilisées pour construire ou forcer le dit-modèle.

De nombreux modèles biogéochimiques, principalement centrés sur les premiers échelons des réseaux trophiques marins (producteurs primaires et secondaires) ont été mis en place au cours des dernières décennies. Les premiers modèles destinés à étudier la biogéochimie et la croissance phytoplanctonique ont été développés il y a aujourd'hui plus de 60 ans, avec les travaux, entre autres, de Gordon Riley (1946), qui a travaillé sur un modèle simple permettant une corrélation entre facteurs environnementaux (concentrations en nutriments et abondance de prédateurs) et biomasse phytoplanctonique au cours d'un cycle saisonnier sur le banc de 'Georges Bank' (côte Est des États Unis) (Riley, 1946). A la fin des années 1950, John Steele a développé un modèle représentant la concentration en nutriments (N) et les abondances en phytoplancton (P) et zooplancton (Z) dans une colonne d'eau divisée en deux couches, de surface et de fond. Ce type de modèle, classiquement appelé modèle 'NPZ' (Steele, 1958; Riley *et al.*, 1965) est à la base des modèles utilisés actuellement et dont la philosophie de base reste aujourd'hui la même.

L'accumulation des observations et les processus mis en évidence par celles-ci ont contraint les modèles à accentuer leur degré de complexité au fur et à mesure que l'avancée des moyens informatiques le permettait avec l'émergence des modèles dit 'NPZD' (Fasham *et al.*, 1990) qui prennent en compte notamment les Détritus. La paramétrisation des flux et des processus simulés a également évolué, permettant une meilleure prise en compte des données d'observations en laboratoire dans les modèles (ex. Modèle de type Droop (1958) : quotas minimum et maximum, taux d'absorption etc.).

Suite à l'apparition de super-ordinateurs possédant à la fois des capacités de calcul améliorées et des moyens de stockage importants, les modèles biologiques ont pu être ensuite couplés avec des modèles physiques de circulation, avec une augmentation progressive de la résolution spatiale des modèles utilisés. Ceci a rendu possible une vision en trois dimensions des processus étudiés avec une discrétisation de l'espace à la fois en latitude, longitude et sur la profondeur (Six et Maier-Reimer, 1996). Toutefois, les modèles présentés précédemment ne prennent en compte aucun degré de diversité au sein des compartiments microbiens (phytoplancton et zooplancton). Pourtant, il est largement reconnu que cette diversité, notamment la diversité fonctionnelle joue un rôle important sur les processus et le fonctionnement des écosystèmes (§1.1.1). Dans les deux paragraphes qui suivent, différentes façons de prendre en compte un certain degré de diversité au sein des modèles biogéochimiques seront discutées.

1.2.1 Prise en compte des groupes fonctionnels

Le concept de groupes fonctionnels a été décrit dans le paragraphe 1.1.1 de cette introduction. Pour rappel, un type fonctionnel phytoplanctonique est un groupe d'organismes/d'espèces qui possèdent en commun un même type de réponse à la variation d'un ou plusieurs paramètres environnementaux et qui jouent un rôle particulier sur les flux biogéochimiques (Hood *et al.*, 2006). La paramétrisation de différents groupes au sein du phytoplancton a été mise en place à partir de fonctions et paramètres physiologiques de base (taux de croissance, affinité pour les différents substrats etc.), souvent issus de données d'observation ou d'expérimentations en laboratoire.

L'intérêt et la motivation pour la multiplication des variables phytoplanctoniques (et parfois zooplanctoniques) est une meilleure représentation du fonctionnement des écosystèmes par rapport aux modèles classiques présentés précédemment. Le choix des groupes fonctionnels caractéristiques sera dépendant de la question posée.

Plusieurs modèles ont ainsi vu le jour, avec un nombre variable de groupes fonctionnels, explicitement simulés. Par exemple, le modèle PISCES (Aumont *et al.*, 2003) prend en compte deux types phytoplanctoniques, que sont les diatomées (qui utilisent la silice) et le nanophytoplancton (nanoflagellés), et deux types zooplanctoniques (micro- et méso-zooplanctons). Ce modèle a été utilisé pour reproduire les grands cycles biogéochimiques océaniques (carbone, silice puis fer) (Aumont *et al.*, 2006). Un autre exemple de modèle de ce type est celui mis en place par Moore *et al.*, 2002, qui comprend trois classes de phytoplanctons: les diatomées, les diazotrophes et un groupe générique de petits phytoplanctons, contrôlés par un seul groupe de zooplancton. Ce modèle a également montré de bons résultats en termes de cycle saisonnier de biomasse phytoplanctonique, et de limitations par différents nutriments (Moore *et al.*, 2002). En 2003, Gregg *et al.*, ont développé un modèle comprenant quatre groupes fonctionnels (diatomées, chlorophytes, cyanobactéries et coccolitophores), avec encore une fois des résultats généralement en accord avec les observations, en ce qui concerne la production primaire, la chlorophylle totale (comparée aux observations satellitaires) et l'export (Gregg *et al.*, 2003). Un dernier exemple est celui de LeQuéré *et al.*, 2005 qui comprend six types fonctionnels phytoplanctoniques (pico-autotrophes, diazotrophes, producteurs de DMS (cf. 'biodiversité fonctionnelle' dans la première partie de cette introduction), phytoplancton calcifiant, siliceux et un dernier groupe générique, composé de dinoflagellés et chrysophycées).

Ces modèles de groupes fonctionnels améliorent notre compréhension du rôle des différents éléments (N, P, Fe, Si etc.) sur la régulation de la productivité phytoplanctonique et de la composition des communautés à l'échelle globale (Le Quéré *et al.*, 2005 ; Moore *et al.*, 2003).

Ils procurent également un outil efficace pour étudier les mécanismes qui contrôlent la variabilité des systèmes aux échelles de temps saisonnière et inter-annuelle (Dutkiewicz *et al.*, 2001) et sont parfois utilisés pour prédire l'état du système sous l'effet de différents scénarii (changement climatique par exemple) (Bopp *et al.*, 2005).

Friedrichs *et al.*, 2007 ont montré que les modèles de groupes fonctionnels sont davantage adaptés à la portabilité entre différentes régions que les modèles mono-phytoplancton (comparaison entre la mer d'Arabie et le pacifique équatorial). En effet, l'augmentation du nombre de groupes permettrait une augmentation du nombre de niches représentées par le modèle et donc une meilleure discrétisation des différentes combinaisons de traits en fonction de la variabilité environnementale (Prowse *et al.*, 2014).

En revanche, si elle permet une meilleure portabilité entre différents régimes océanographiques, l'approche par types fonctionnels ne semble pas toujours améliorer la qualité des résultats obtenus en rapport aux observations pour une région donnée (Friedrichs *et al.*, 2007). De plus, la nécessité d'ajuster un grand nombre de paramètres (pour chaque groupe) peut induire un risque de pertes des capacités prédictives du modèle par augmentation du nombre de degrés de liberté et de la non-linéarité (Ward *et al.*, 2010).

Parmi les difficultés pouvant être rencontrées par les modèles de groupes fonctionnels, la façon de contraindre les paramètres demeure une question centrale autour de ce type de méthode. En effet, les groupes fonctionnels doivent être définis à priori autour de propriétés communes aux organismes qu'ils regroupent mais peuvent parfois se révéler être fortement hétérogènes. Les hypothèses à partir desquelles sont basées les valeurs des paramètres doivent donc être définies à partir de lois empiriques universelles (Margalef, 1978) afin de garantir une cohérence dans les patrons observés en sortie de simulation.

L'approche classique en groupes fonctionnels (i.e. un jeu de paramètres par groupe) ne permet donc pas d'étudier cette question de l'hétérogénéité au sein des groupes (Anderson, 2005). Certains exemples de cette hétérogénéité peuvent être cités comme la variabilité de stratégies au sein d'un groupe généré autour d'une fonction particulière : les diazotrophes (Monteiro *et al.*, 2010), les coccolithophoridés (Anderson, 2005), les mixotrophes, les *Prochlorococcus* sp. dont les membres ont en commun l'utilisation des formes régénérées de l'azote mais présentent une forte variabilité

dans leur utilisation du spectre de lumière (Hickman *et al.*, 2010), ou encore les diatomées qui ont en commun l'utilisation de la silice mais comptent plusieurs milliers d'espèces dont les traits diffèrent etc. Cette variabilité au sein des groupes confèrent des propriétés hétérogènes aux espèces, leur permettant de survivre et d'être efficaces dans tel ou tel environnement (par exemple, les diatomées rencontrées en été ne sont pas les mêmes que celles rencontrées en hiver, de la même façon que les diatomées que l'on trouve sous les tropiques sont différentes de celles rencontrées aux hautes latitudes (Flynn, 2006). Pour aller encore plus loin, au sein même d'un groupe, la diversité spécifique peut être importante (mutations, sélection génétique, plasticité phénotypique etc.).

Du fait de ces difficultés à définir les groupes fonctionnels et les traits qui leur sont associés, il peut être nécessaire de considérer un degré de complexité supplémentaire en prenant en considération cette hétérogénéité et en ajoutant de la diversité spécifique au sein des groupes fonctionnels.

1.2.2 Vers une représentation explicite de la diversité

Nous venons de voir que les modèles de groupes fonctionnels ne sont pas toujours suffisants pour représenter de manière correcte la diversité des traits existante au sein du phytoplancton. Ceci peut être en partie expliqué par la difficulté, évoquée plus haut à contraindre la paramétrisation de ce groupe, fortement hétérogène.

De nouveaux modèles ont donc été développés afin de prendre en compte la variabilité intra-groupe en termes de diversité dans les traits et de représenter une large gamme de stratégies d'adaptation au sein d'un même groupe fonctionnel. Ainsi un modèle de diversité mis en place au MIT ('Massachusetts institute of technology') ('DARWIN ; Follows *et al.*, 2007) permet une sélection par les conditions environnementales des combinaisons de traits ('espèces') localement adaptées à une région (i.e. un jeu de conditions environnementales donné). Le modèle est initialisé avec un grand nombre de combinaisons de traits possibles (écotypes) au sein de chaque groupe fonctionnel. Chaque trait est tiré aléatoirement dans une gamme de possible qui dépend du groupe fonctionnel.

Par conséquent, la construction de ce modèle repose sur le principe de 'everything is everywhere but environment selects' (Becking, 1934). Ainsi, un nombre quasi-infini de stratégies (combinaison de traits) peut exister dans l'océan (mutation génétiques etc.) et les conditions environnementales vont modeler la communauté en sélectionnant les espèces les mieux adaptées au milieu (fig. 1.10).

L'hypothèse forte que font Follows *et al.*, 2007 dans leur modèle est que la dispersion, entre autres, est susceptible de transporter n'importe quel type d'organismes en chaque point de l'océan et que ceux qui survivent sont ceux qui sont capables de s'y développer (concept de stratégie optimale). Ce modèle, utilisé à l'échelle globale avec quatre groupes fonctionnels de phytoplancton (*Prochlorococcus*, *Synechococcus*, eucaryotes et diatomées) a donné des résultats cohérents avec les observations (Follows *et al.*, 2007, Dutkiewicz *et al.*, 2009 ; Barton *et al.*, 2010).

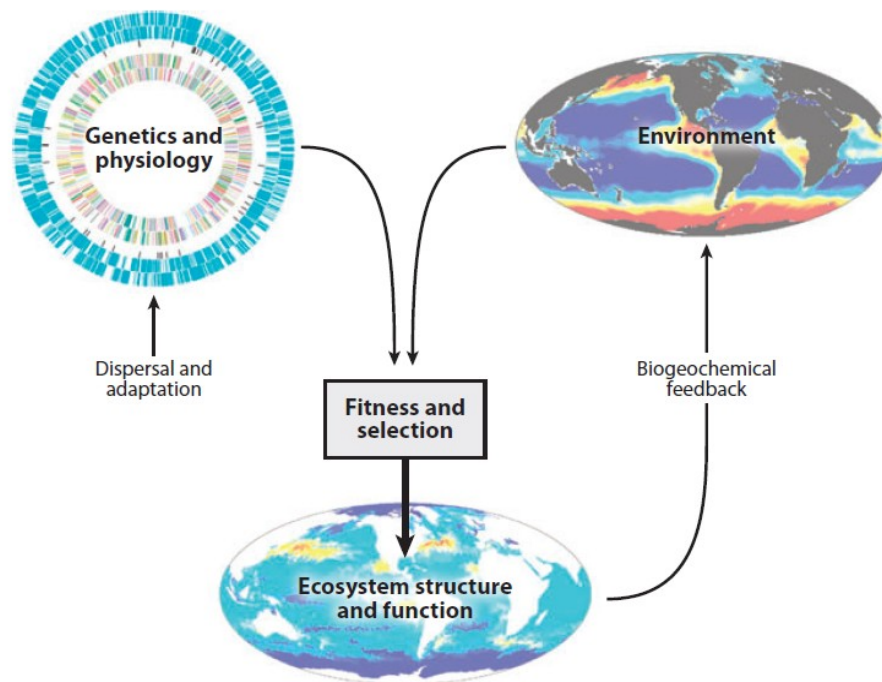


Figure 1.10 : Le concept du 'everything is everywhere but environment selects' (Baas-Becking, 1934), vu par Follows et Dutkiewicz (2011)

Une autre approche (basée sur la théorie DEB : 'dynamic energetic budget') (Kooijman, 2009) de la diversité au sein des modèles de phytoplancton a été proposée par Bruggeman et Kooijman (2007). Une population phytoplanctonique (625 espèces théoriques en compétition pour un nutriment), avec un continuum dans les valeurs des paramètres pour l'acquisition de la lumière et des nutriments est initialisée et constitue ce que les auteurs appellent le système de diversité infinie. Ce continuum est supposé représenter trois mécanismes clés de la dynamique des communautés planctoniques qui sont la succession, l'adaptation et l'évolution. Il existe dans le modèle un trade-offs entre l'affinité pour les nutriments et l'efficacité d'absorption de la lumière. L'immigration est également représentée grâce à l'ajout d'une quantité infime de chaque espèce dans le système à chaque pas de temps. Le modèle a été testé en une dimension, sur une colonne d'eau subtropicale dans laquelle l'atténuation de la lumière augmente avec la profondeur. Au cours du temps, la population évolue

vers la combinaison de traits la mieux adaptée à l'environnement (adaptation et succession) avec là encore des résultats satisfaisants à la fois en termes de structure verticale et sur la dynamique saisonnière.

L'un des avantages de ces approches, qui sont néanmoins plus coûteuses en termes de moyens de calcul, est de permettre une diminution du nombre d'hypothèses sur la valeur des paramètres, ceux-ci étant variables au sein de chaque groupe fonctionnel. Cela permet à ce type de modèle d'être facilement transposable d'une région à une autre puisqu'il fait l'hypothèse que n'importe quel 'type' phytoplanctonique ou 'espèce' peut se trouver à n'importe quel endroit et que l'environnement façonne la diversité émergente.

Ces approches permettent également d'aborder de nouvelles questions en termes de modélisation de la diversité microbienne comme par exemple l'importance relative des processus top-down vs. bottom-up sur la diversité et la composition (spectre de taille par exemple) des assemblages phytoplanctoniques (Ward *et al.*, 2012 et 2013) ou encore l'effet de la dispersion (Clayton *et al.*, 2013; Barton *et al.*, 2014), discuté en première partie de cette introduction. D'autres questions sont susceptibles d'être posées comme par exemple l'effet de la mixotrophie sur la diversité et la productivité des écosystèmes (Mitra et Flynn, 2010; Flynn 2012) et pourront être en partie résolues à l'aide de modèles tels que ceux qui viennent d'être décrits.

Le modélisateur peut donc voir un intérêt à augmenter le nombre de variables phytoplanctoniques à représenter pour considérer un maximum de combinaisons possibles au sein du super-espace constitué par les différents traits existants dans l'environnement naturel. Cependant, l'augmentation du nombre de variables est liée à une augmentation du coût de calcul et cet accroissement ne peut être fait à l'infini. Il faudra donc, dans une certaine mesure, agréger la diversité réelle dans des groupes, en gardant à l'esprit que cela doit être fait en fonction des questions posées mais surtout en fonction des connaissances dont nous disposons (données) sur les traits concernés.

Il est alors important de conserver et surtout de renforcer le lien entre écologie (à l'échelle individuelle, spécifique et fonctionnelle) et modélisation afin d'améliorer la représentation de ces traits dans les modèles biogéochimiques.

1.3 Objectifs de la thèse

Dans ce contexte, l'objectif principal de ma thèse est de décrire la variabilité spatiale (à mésoéchelle et sub-mésoéchelle) et temporelle (au cours d'un cycle saisonnier) de la biomasse et de la composition (diversité dans les traits) des communautés phytoplanctoniques dans un environnement côtier tempéré : la mer d'Iroise. Cette zone, qui fait l'objet du chapitre 2 de ce manuscrit est marquée par la présence estivale d'un front de marée, le front d'Ouessant, qui sépare deux régimes hydrodynamiques contrastés et se présente donc comme un environnement particulièrement intéressant pour l'étude du lien entre hydrodynamisme/biogéochimie et diversité phytoplanctonique. Par ailleurs, de par sa position géographique en environnement côtier, le front d'Ouessant est plus facilement accessible pour l'observation en comparaison aux zones frontales de l'océan ouvert. Ce travail de thèse est la première partie d'un effort plus vaste, incluant à la fois modélisation et observations, qui vise à étudier la diversité phytoplanctonique en mer d'Iroise, en lien avec hydrodynamisme et production primaire au cours d'un cycle saisonnier.

L'étude développée ici servira à interpréter les patrons de répartition des phénotypes phytoplanctoniques modélisés en fonction d'une part, des bases théoriques qui relient écologie et la diversité au sein des micro-organismes dans l'océan et d'autre part de la connaissance sur la zone d'étude et en particulier l'hydrodynamisme et les différents régimes hydrographiques à l'échelle régionale.

L'utilisation de la modélisation devrait permettre de définir quels sont les mécanismes responsables de la biodiversité simulée et d'évaluer ainsi les interactions entre environnement, structure et fonctionnement de l'écosystème phytoplanctonique (fig. 1.11). Plus précisément, les principales questions centrales auxquelles cette thèse devra répondre sont :

- Quelle est la distribution spatiale et temporelle de la diversité fonctionnelle et des traits au sein du phytoplancton en relation avec l'environnement?
- Quels sont les principaux mécanismes (sélection, adaptation locale, relations trophiques, compétition, dispersion etc.) qui influencent la structure des communautés et comment ceux-ci interagissent entre eux ?

Pour ce faire, le modèle DARWIN, capable de représenter explicitement la biodiversité au sein de différents groupes fonctionnels, a été utilisé. Techniquement, la mise en place de cette étude demande la mise en place d'une configuration réaliste de la zone simulée (chapitre 2), permettant une résolution des structures hydrodynamiques à l'échelle régionale. La mise en place de cette configuration à l'aide du modèle ROMS-AGRIF ainsi que le couplage entre cette configuration et le modèle de diversité phytoplanctonique ont été réalisés durant la thèse. La configuration utilisée est décrite en détails dans le troisième chapitre de ce manuscrit.

Le quatrième chapitre concerne majoritairement le cycle saisonnier et la régionalisation des communautés phytoplanctoniques en termes groupes fonctionnels. Un effort particulier a été alloué à la validation des résultats obtenus, à l'aide de données disponibles sur la zone, en termes de température nutriments, chlorophylle totale, production primaire et composition de la communauté. Les processus permettant d'expliquer les patrons de distribution obtenus sont étudiés à l'aide du modèle.

Le cinquième chapitre porte sur une étude plus précise de la diversité au niveau phénotypique dans la zone frontale pendant la période estivale, en comparaison aux différents régimes hydrodynamiques de chaque côté du front. La contribution relative de la circulation en zone frontale et donc du transport passif et de l'adaptation aux conditions locales dans le patron de diversité simulé a été évaluée.

Une étude concernant l'effet du cycle de marée sur la composition du phytoplancton dans la zone côtière mélangée du plateau continental de la mer d'Iroise a été initiée et les premiers résultats sont présentés dans le chapitre 6.

Finalement, le septième chapitre rappelle de façon concise les principaux résultats de ce travail, qui sont discutés de façon critique à la lumière des questionnements actuels sur le sujet. Les limites des études menées dans le cadre de ce travail de thèse ainsi que les différents points qui n'ont pas pu être approfondis par manque de temps dans la durée de la thèse mais qui pourraient être mis en perspectives sont également abordés.

Ce travail aura entre autre permis de tester, à l'échelle d'un front de marée dans une configuration régionale, la validité des hypothèses soulevées par des études similaires réalisées à l'échelle globale, à savoir :

- les régions mélangées fortement turbulentes et enrichies en nutriments favorisent les espèces à fort taux de croissance de type diatomées
- à l'inverse, les régions les plus oligotrophes, qui présentent davantage de stabilité (eaux de surface au large pendant la saison estivale par exemple), sont caractérisées par des temps d'exclusion compétitive plus longs sont dominées par des espèces de taille plus réduite et sont en général plus diversifiées que les régions eutrophes
- La turbulence mésoéchelle et le mélange vertical permettent d'augmenter la diversité à l'échelle locale via le transport passif d'espèces

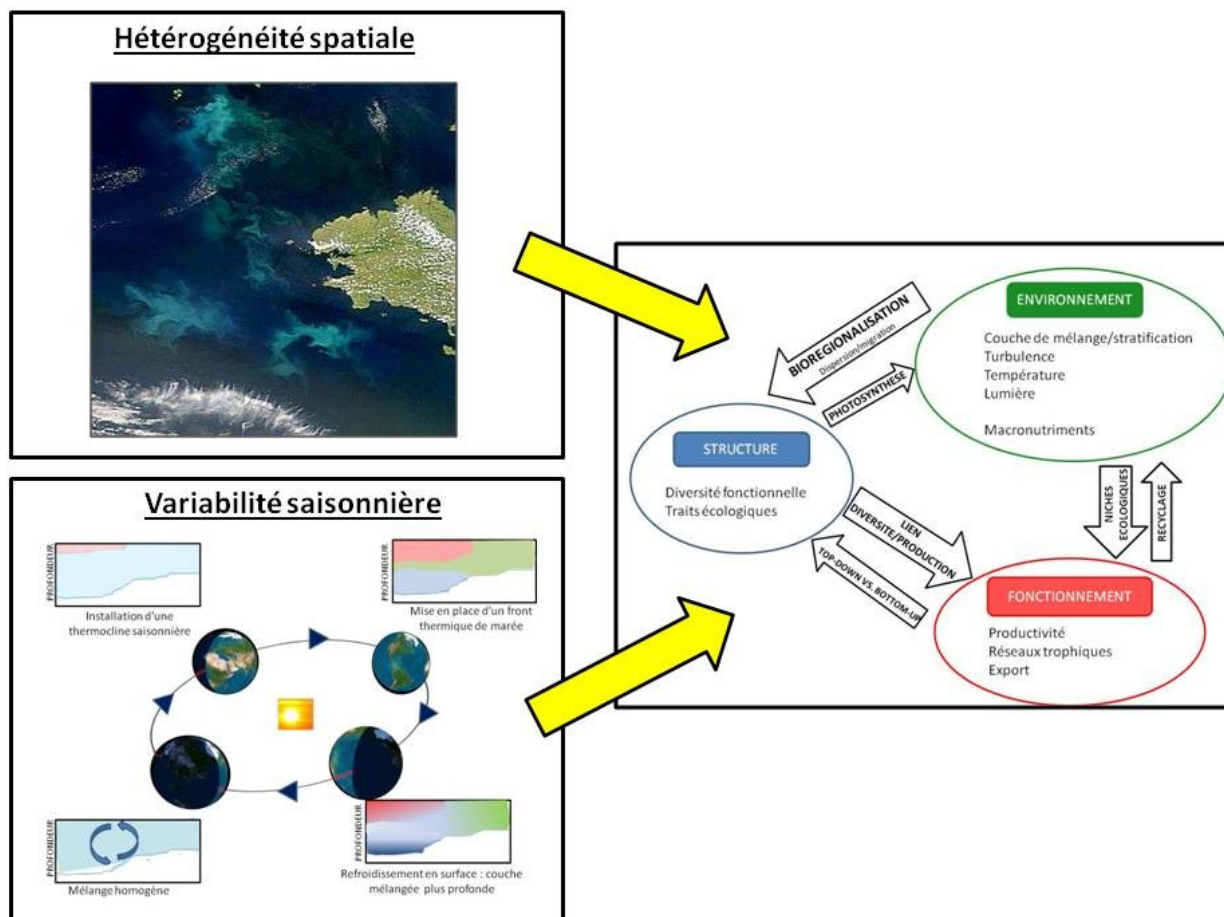


Figure 1.11 : Schéma général récapitulatif des questionnements abordés dans le cadre de ce travail de thèse

Chapitre 2 : La mer d'Iroise

Les zones côtières sont le siège de la plus grande partie de la vie dans les océans. En effet, non seulement la production primaire mais aussi les stocks d'espèces commerciales (coquillages et poissons benthiques et pélagiques par exemple) y sont généralement beaucoup plus importants que dans les zones adjacentes de l'océan ouvert. Ainsi, environ 50% des captures commerciales sont réalisées dans ces zones côtières (Pauly et Christensen, 1995). Cependant, elles doivent aujourd'hui faire face à différentes menaces dues aux modifications de l'écosystème, notamment liées aux activités anthropiques (réchauffement climatique, surpêche, pollutions, modifications du littoral etc.). Pour ces raisons, les régions côtières de l'océan tempéré présentent un intérêt en termes de conservation et de protection. Dans le même temps, elles constituent un enjeu sur les plans économiques et sociétaux. La principale raison pour laquelle ces zones océaniques littorales sont autant productives, malgré leur faible volume en comparaison avec l'océan du large (les zones côtières représentent moins de 10 % de la superficie totale des océans), est la présence de conditions favorables à la vie. En particulier, la lumière est disponible pour la croissance photosynthétique sur une grande partie de la colonne d'eau puisque les profondeurs sont relativement faibles à proximité de la côte. De surcroît, les nutriments sont présents dans la zone euphotique en quantité suffisante, notamment grâce aux apports continentaux, via les rivières, sous l'action des vents qui permettent une remontée de nutriments depuis la couche profonde, ou encore celle des marées dans les zones peu profondes. La présence en nombre de structures physiques à petites et moyennes échelles dans ces zones côtières, telles que les tourbillons induits par la topographie irrégulière des fonds, la rupture des ondes internes lors de leur rencontre avec le plateau continental (favorisant le mélange vertical) ou encore l'existence de courants de marée parfois importants, contribuent au maintien de ces conditions d'enrichissement propices au développement d'espèces phytoplanctoniques variées, à la base des réseaux trophiques.

La zone côtière qui a été choisie dans le cadre de ma thèse est la mer d'Iroise. Située au sud de la Manche et de la mer Celtique et au Nord du Golfe de Gascogne, cet écosystème côtier de moyennes latitudes est une région contrastée particulièrement propice à l'étude de l'influence de l'environnement sur la diversité microbienne car elle présente une importante variabilité spatiale et temporelle (cycle saisonnier) des conditions environnementales. Elle est caractérisée par la présence d'un front de marée saisonnier très marqué, qui est aussi à l'origine de fortes concentrations phytoplanctoniques estivales. Les deux paragraphes qui suivent décrivent tour à tour la mer d'Iroise dans son ensemble et ce front de marée appelé le front d'Ouessant.

2.1 Description et hydrographie

La mer d'Iroise (fig. 2.1) se situe à l'extrémité occidentale des côtes de France métropolitaine. En latitude, elle s'étend du sud de l'île de Sein (47,4°N) au nord de l'île d'Ouessant (48,5°N) et entre 4 et 6° W de longitude Ouest. Il s'agit d'une zone très fortement fréquentée par le trafic maritime, avec de nombreux bateaux qui empruntent chaque jour ce passage obligatoire pour relier la Manche à l'océan Atlantique (rail d'Ouessant). Les activités commerciales (transport de marchandises avec un important port de commerce situé à Brest, pêche etc.) côtoient donc en mer d'Iroise les activités touristiques, de loisirs (nautisme, plongée sous-marine) et de plaisance dans cet environnement varié et riche en biodiversité. C'est dans ce contexte et pour assurer une gestion intégrée du territoire tout en combinant toutes les activités qui s'y tiennent, qu'a été créé en Iroise, le 2 octobre 2007, le premier parc marin de France : le parc marin d'Iroise. Cette aire marine protégée s'étend sur 3500 km² de surface exclusivement marine (fig. 2.2).

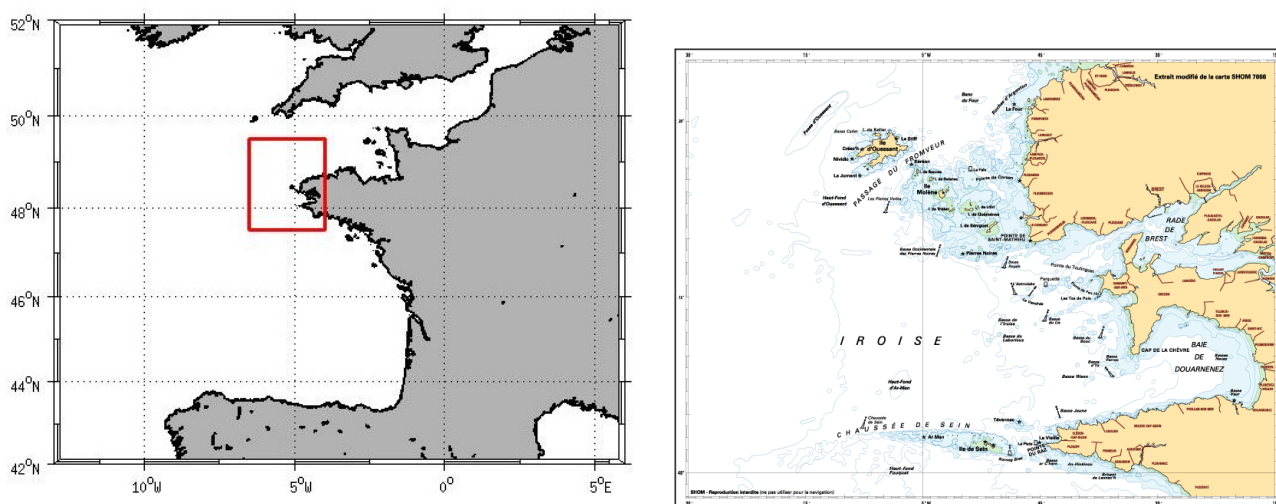


Figure 2.1 : Position géographique de la mer d'Iroise (gauche) et carte détaillée de la région (droite)

Les principales forces responsables de la dynamique physique des masses d'eau en mer d'Iroise sont les marées et le forçage atmosphérique, par l'intermédiaire du vent et des flux de chaleur qui présentent un net signal saisonnier. Il faut noter également la forte influence des bassins versants des rivières Aulne et Elorn (dont l'embouchure se trouve en rade de Brest) et de rivières de taille plus réduite en baie de Douarnenez (Kerharo, Lapic et Ris). La présence de ces cours d'eau a un impact sur la qualité des eaux de la région.



Figure 2.2 : Etendue du domaine maritime couvert par le parc marin d'Iroise

Le plateau continental du Nord de l'Europe, auquel appartient la mer d'Iroise, fait partie de ce que l'on appelle les mers macrotidales, c'est-à-dire que les courants de marées y sont très importants et dominant largement la dynamique dans la région. En effet, le marnage peut par exemple dépasser 7 mètres à Brest (lors d'une marée de vives-eaux d'équinoxe) et 14 mètres en baie du mont Saint Michel, située légèrement au Nord de la zone qui nous intéresse dans le cadre de ma thèse. L'onde de marée principale dans ce secteur est l'onde semi-diurne (M_2). Avec une période caractéristique de 12 heures et 24 minutes, celle-ci balaie la région du Sud-Ouest au Nord-Est. La topographie particulière de la zone, ponctuée par un nombre important de bancs peu profonds et d'îles (île d'Ouessant, archipel de molène, île de Sein etc.) interagit avec les forts courants de marées pour créer des courants très importants au niveau de la côte (et des pentes abruptes). Les vitesses s'élèvent à 6-8 nœuds (soit plus de 4 m.s^{-1}) durant la période de vives eaux dans certaines zones caractéristiques telles que le chenal du Fromveur (fig. 2.3), situé entre la côte et l'île d'Ouessant (Le Duff et Hily., 1999) ou le raz de Sein, entre l'île de Sein et la point du raz (fig. 2.1). De manière générale, le marnage est le plus important sur la côte Nord du Finistère et les courants de marée y sont également plus puissants que dans la partie Sud du littoral de la mer d'Iroise (fig. 2.3).

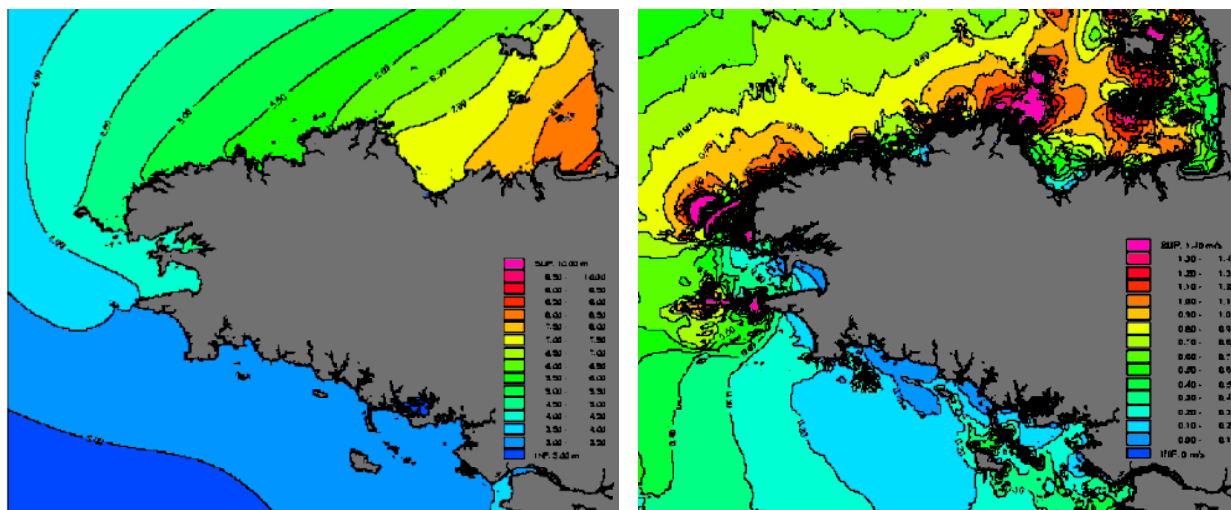


Figure 2.3 : Marnage (gauche) et vitesses maximales de courants (droite) en mer d'Iroise pour une marée moyenne (coefficient 70). Figure issue de la thèse de G. Cambon (2008), d'après Obaton, 1996

Ainsi, les fluctuations de l'intensité des marées s'expriment à travers différentes échelles temporelles : marée semi-diurne (cycle marée haute/marée basse) et cycle de vives-eaux/mortes eaux avec une période de 14,7 jours (composition des ondes M_2 et S_2 , d'amplitude deux fois plus faible que la première). Ces cycles de marée exercent un contrôle important de la position, l'étendue et la dynamique du front d'Ouessant ainsi que de l'ensemble des processus physiques, biogéochimiques et écologiques de la région (Lizon *et al.*, 1995 et 1998 ; Jouenne *et al.*, 2005). De par la variation de l'intensité des courants, leurs impacts sur la profondeur de la thermocline et par conséquent la quantité de nutriments et de lumière disponibles, les cycles de marée influencent l'activité photosynthétique.

D'autre part, les forçages de surface, induits notamment par les conditions atmosphériques, sont, au même titre que la marée, déterminants pour comprendre les conditions hydrodynamiques observées en mer d'Iroise. Étant située dans une zone tempérée de moyenne latitude, sur la trajectoire de nombreuses dépressions, la région est soumise à la présence de tempêtes hivernales. Les fortes vitesses de vent qui en résultent, peuvent atteindre plus de 130 km/h ponctuellement (par exemple lors des tempêtes de février 2014 sur la pointe du Finistère). Ces vents interagissent avec la surface de l'océan, via un transfert d'énergie de l'atmosphère vers la couche d'eau supérieure (sur l'épaisseur de la couche d'Eckman) et sont susceptibles de modifier de façon significative la courantologie de la zone et la hauteur de la surface libre. L'intensité de ces phénomènes de vents forts varie de façon saisonnière et la présence des tempêtes est principalement observée durant l'hiver alors que la saison estivale connaît des vitesses de vent significativement plus faibles et

homogènes (fig. 2.4), ce qui induit un signal saisonnier marqué par le forçage atmosphérique. De plus, le flux radiatif varie lui aussi de façon saisonnière. Le réchauffement de l'atmosphère et celui de l'océan qui en résultent sont maximaux durant la saison estivale et sont corrélés négativement à l'épaisseur de couverture nuageuse qui est elle maximale durant l'hiver (fig. 2.6).

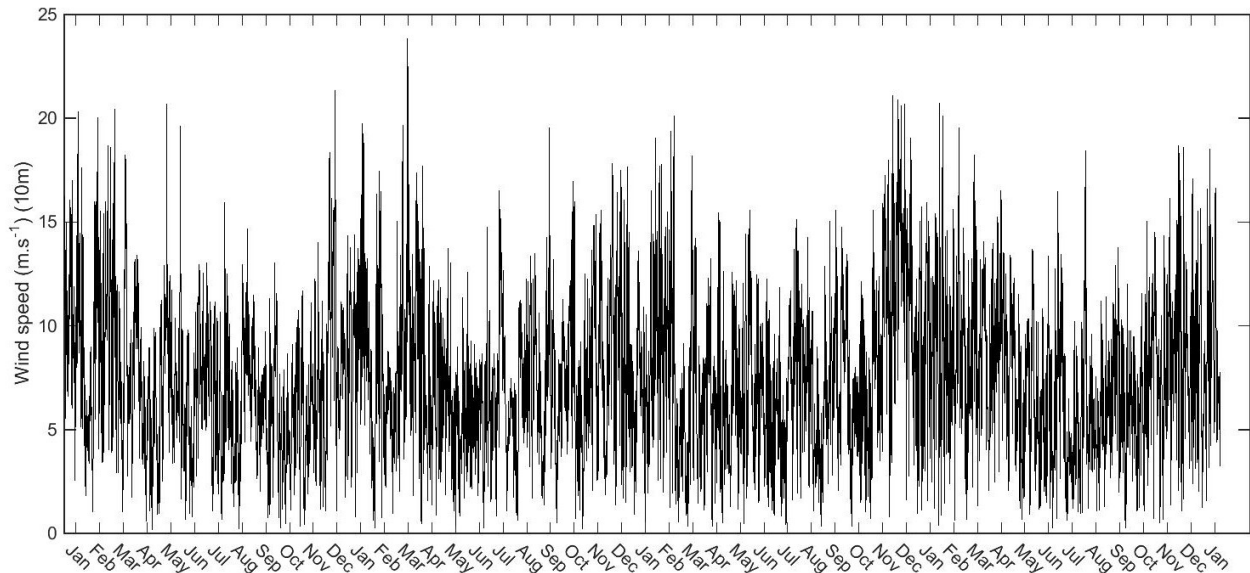


Figure 2.4 : Vitesse du vent à 10 mètres, calculée à Ouessant (48°28' N ; 5°06'W) par le modèle ALADIN de Météo France (CNRM) entre le 1er Janvier 2007 et le 31 Décembre 2010

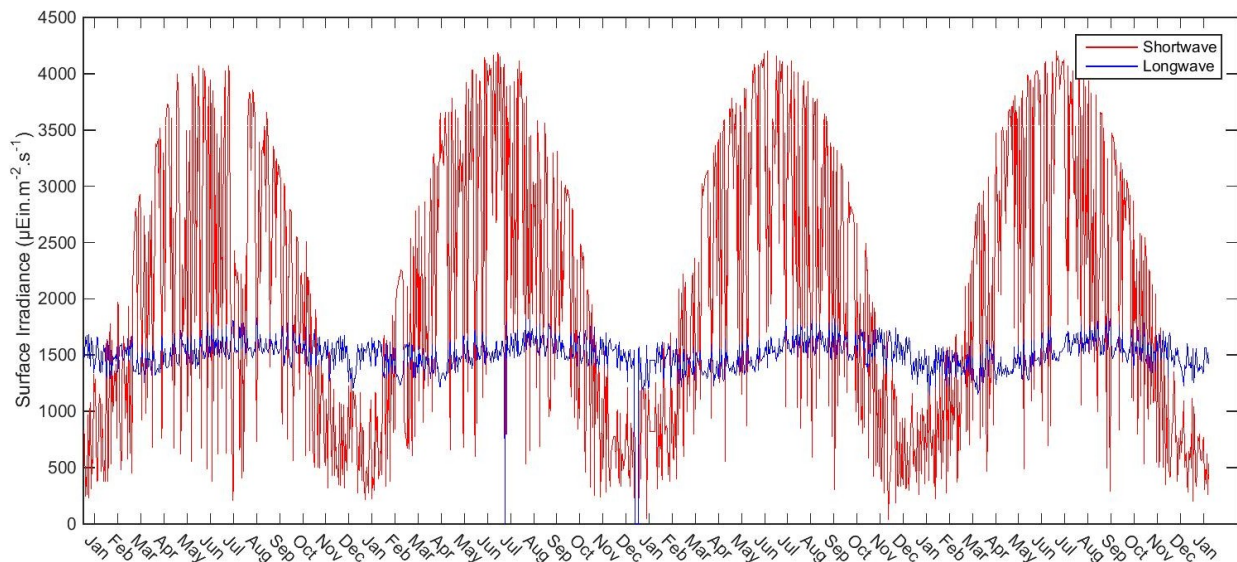


Figure 2.5 : Flux solaire incident calculé à Ouessant (48°28' N ; 5°06'W) par le modèle ALADIN de Météo France (CNRM) entre le 1er Janvier 2007 et le 31 Décembre 2010 (courtes longueurs d'ondes (ultraviolet et visible) en rouge et infrarouge en bleu

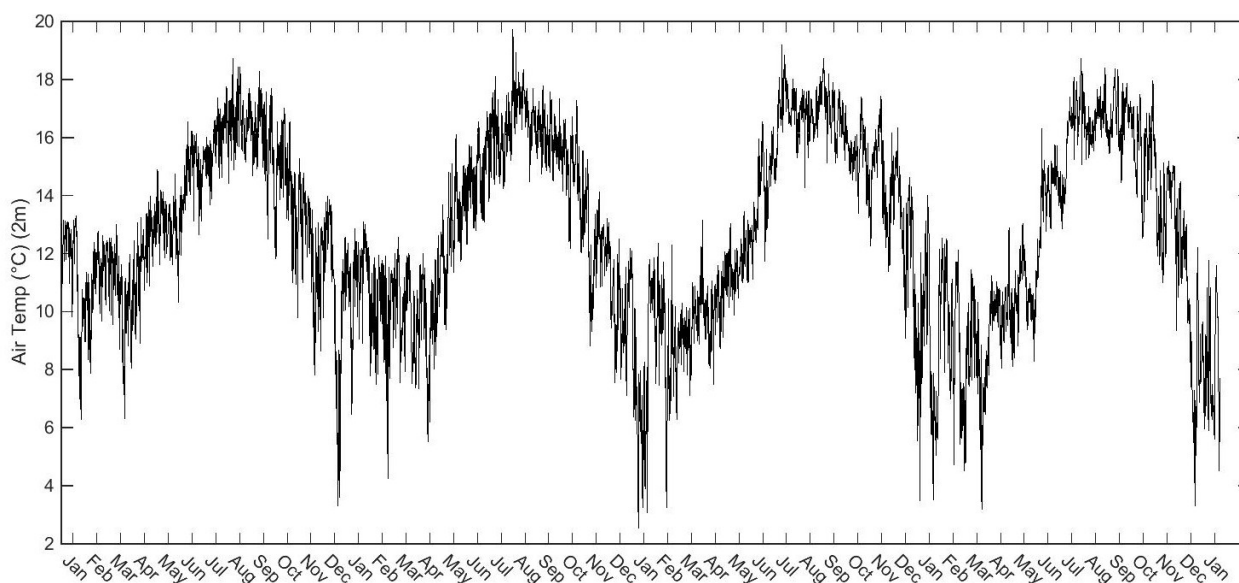


Figure 2.6 : Température de l'air à 2 mètres au dessus de la surface de la terre, calculée à Ouessant (48°28' N ; 5°06'W) par le modèle ALADIN de Météo France (CNRM) entre le 1er Janvier 2007 et le 31 Décembre 2010

Ainsi, lorsque le flux solaire incident et la température de l'air augmentent (et que l'intensité des vents diminue), à partir du mois de Mars dans la zone qui nous intéresse, une thermocline saisonnière, caractéristique de l'océan tempéré, se met en place dans la partie ouest (offshore) de notre domaine d'intérêt. Antérieurement totalement homogène avec une température de l'ordre de 10 à 11°C (Mariette, 1983), la structure verticale de la colonne d'eau comprend alors la superposition de deux couches distinctes, séparées par un gradient thermique et de densité. On trouve alors une première couche de fond, mélangée et turbulente, dans laquelle les nutriments sont présents en concentrations significatives durant toute la période estivale et la production primaire limitée par la lumière, surplombée par une seconde couche de surface, siège d'une production intense en début de printemps mais fortement oligotrophe par la suite (fig. 2.7).

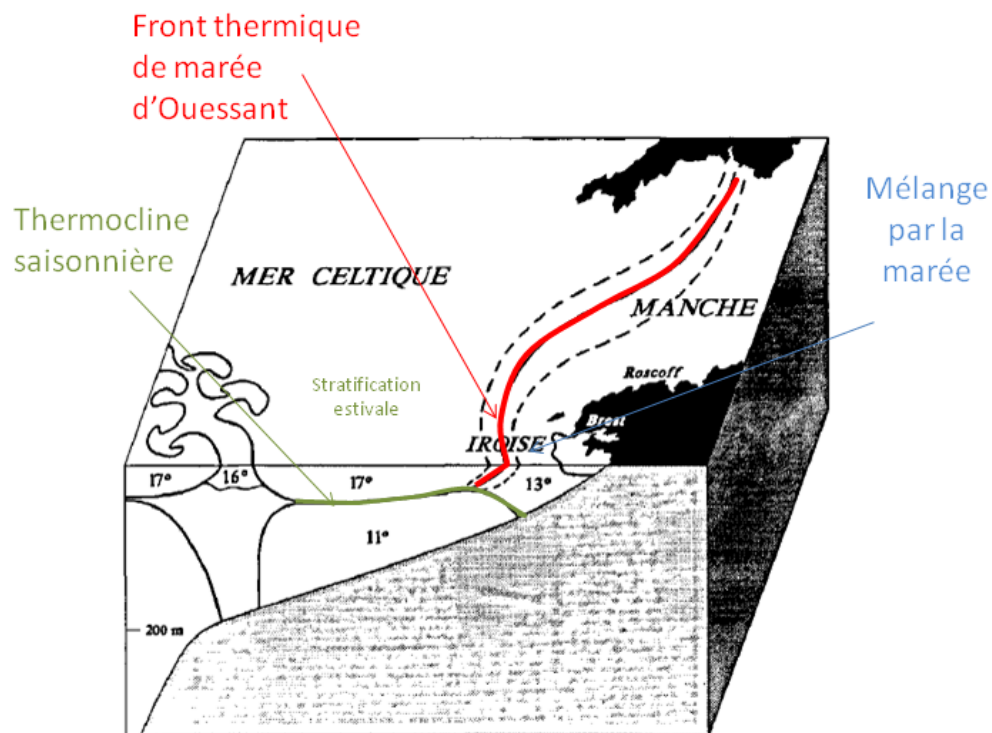


Figure 2.7 : Représentation schématique de la mer d'Iroise avec le front d'Ouessant qui sépare les eaux stratifiées du large (vers la mer Celtique à l'Ouest) et les eaux mélangées sur le plateau continental armoricain peu profond à l'Est. Adapté d'après Sournia *et al.*, 1990

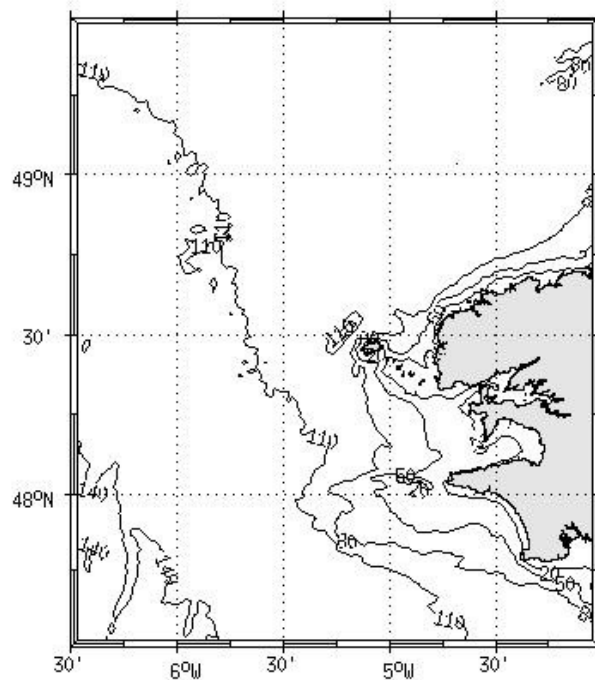


Figure 2.8 : Bathymétrie (en mètres) de la zone d'étude

L'interface entre ces deux couches superposées verticalement correspond à un maximum de chlorophylle qui coïncide avec la profondeur de la pycnocline (thermocline saisonnière) et celle de la nutricline (habituellement autour de 25-30 mètres de profondeur dans les eaux stratifiées qui se trouvent au large du plateau continental du Nord de l'Europe). Ce maximum vertical de chlorophylle, dit maximum de sub-surface (en vert sur la figure 2.7), est une caractéristique universelle des eaux stratifiées de l'océan mondial (Steele et Yentsch, 1960).

Cependant, l'intensité des courants de marée dans la zone, combinée à la topographie des fonds et aux faibles profondeurs dans la partie la plus côtière de la mer d'Iroise (la profondeur ne dépasse pas 60 mètres entre l'île d'Ouessant et la côte par exemple (fig. 2.8)) empêchent la mise en place de cette thermocline dans la partie la plus orientale de la mer d'Iroise. En effet, les forces de frottement sur le fond et la quantité d'énergie dissipée par la marée entraînent un mélange turbulent important au niveau de la couche limite de fond, qui atteint la surface, avec pour résultat une colonne d'eau mélangée et homogène tout au long de l'année dans les zones peu profondes du plateau continental, principalement entre les îles et la côte, au niveau des chenaux du Fromveur et du Four et dans le raz de Sein (fig 2.1).

La zone de contact entre cette zone homogène et la zone stratifiée au large constitue un important front de marée, caractérisé par un fort gradient horizontal de densité. Les nombreuses instabilités qui en résultent donnent naissance à un environnement fortement dynamique, marqué par de nombreuses structures mésoéchelles. En particulier, on voit apparaître en surface, du côté stratifié du front d'Ouessant, des tourbillons cycloniques, d'origine barocline, d'une durée de vie de quelques jours (Mariette, 1983 ; Birrien, 1987) (fig. 2.9). Les forts courants de densité au niveau de la zone frontale sont, au même titre que les marées et les forçages atmosphériques, d'une importance capitale dans l'évolution de la structure hydrodynamique de la région.

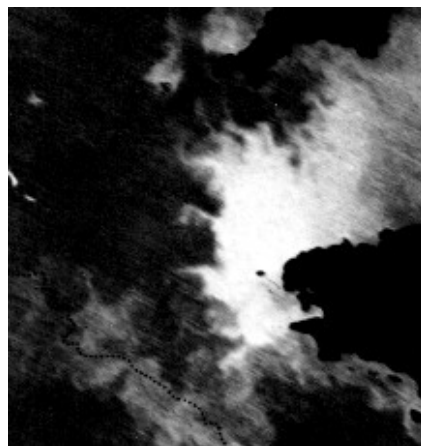


Figure 2.9 : Filaments et tourbillons présents dans la zone du front d'Ouessant en août 1976 visibles sur une image satellite infra-rouge. D'après Pingree, 1978

2.1 Les fronts thermiques de marée : le front d'Ouessant, un cas d'étude

De nombreuses études, *in situ*, et de modélisation se sont intéressées aux processus de formation des fronts thermiques, qui sont l'une des principales structures mésoéchelles observées dans les mers côtières. Dans notre domaine d'intérêt, un fort gradient horizontal de température sépare la zone stratifiée de la zone mélangée. La présence de ce fort gradient horizontal de température, qui peut atteindre plusieurs degrés Celsius par km, et le gradient de densité qui en résulte sont à l'origine de courants longitudinaux (dont la vitesse peut atteindre 30 cm.s^{-1} , d'après Simpson et Bowers, 1981) et verticaux (downwelling) à l'origine des structures sous-mésoéchelles (inférieures à 10 km de rayon) évoquées précédemment.

Une des raisons pour lesquelles ces fronts de marées des zones côtières tempérées ont été largement étudiés par le passé est la présence de fortes concentrations phytoplanctoniques associées à la remontée des nutriments (fig. 2.10) pendant la saison estivale au niveau de la zone frontale (remontée de la nutricline au niveau de la surface). Par exemple, la zone de 'George Bank', séparant le Golf du Maine de l'Atlantique (sur la côte Est des Etats Unis) présente un front thermique de marée bien connu et fait partie des écosystèmes les plus productifs de la planète.

Franks et Chen (1996 et 2001) ont montré, par le biais d'une étude de modélisation, le rôle important du mélange dans la croissance phytoplanctonique au niveau de la zone frontale, notamment via la remise en suspension de nitrates à travers la pycnocline.



Figure 2.10 : Image satellite d'une efflorescence d'*Emiliana huxleyi* (coccolithophoridés) dans la partie stratifiée de la mer d'Iroise en période de stratification thermique (il est possible d'observer les filaments et les structures cycloniques au niveau de la zone frontale)

Le large plateau continental nord européen, qui regroupe plusieurs mers présentant un continuum de régimes hydrodynamiques en fonction de l'intensité des courants de marée, constitue une région privilégiée pour la mise en place de nombreux fronts (thermiques ou halins) puisqu'il présente des fonds de faible profondeur et des marées de grande amplitude, accentuées par la topographie (canal de la Manche etc.). On peut par exemple noter la présence de fronts dans la mer d'Irlande, la mer du Nord, la mer Celtique ou encore un front de plus grande échelle bordant le plateau continental le long des côtes françaises et qui s'étend du talus du golfe de Gascogne au sud à la Manche dans sa partie nord (Sournia *et al.*, 1990). Parmi eux, le front d'Ouessant est le plus marqué et le plus étudié.

La mer d'Iroise comprend en réalité deux zones frontales (fig. 2.11 et 2.12) : le front de marée d'Ouessant (également qualifié de front externe) (fig. 2.11 et 2.12, IV) et le front interne de l'Iroise (fig. 2.11 et 2.12, II). Ce dernier est un front d'estuaire. De la même façon que le front d'Ouessant, il s'agit d'un front saisonnier, d'origine thermo-haline, qui se met en place entre les mois de Mai et Octobre (période de stratification et de limitation de la croissance phytoplanctonique en nutriments en baie de Douarnenez). Il se situe à une profondeur d'environ 30-40 mètres et sépare à l'Est les eaux stratifiées des baies semi-fermées et très peu profondes de la rade de Brest et de la baie de Douarnenez principalement, qui présentent une stratification saisonnière (fig. 2.11 et 2.12, I) et à l'Ouest la zone homogène et parfaitement mélangée par le frottement des courants de marée sur le fond le long du plateau continental (fig. 2.11 et 2.12, III). La limite de ce front, qui s'étend généralement de la pointe Saint Mathieu à la pointe du Raz est définie par l'étendue des apports d'eau douce venant des rivières (Aulne et Elorn au niveau de la rade de Brest). Le suivi des biomasses phytoplanctoniques dans la partie stratifiée à l'intérieur de ce front interne de l'Iroise a été effectué par Birrien *et al.*, 1991.

Son étude montre deux pics principaux et un pic secondaire de production au cours d'un cycle saisonnier. Un premier pic a lieu au mois de mars, alors que la colonne d'eau n'est pas encore stratifiée et donc avant la mise en place du front. Ce pic est suivi par une diminution des biomasses avant l'apparition d'un second pic au mois de mai au niveau la pycnocline (maximum de subsurface), avec des concentrations en chlorophylle *a* qui atteignent 13.9 µg/L. Un troisième pic, secondaire et de plus faible intensité, est observé durant l'automne (> 2 µg/L). Ces mêmes auteurs fournissent une analyse comparative de la composition du phytoplancton entre la zone mélangée du large et la zone stratifiée en baie de Douarnenez.

Ainsi, la zone mélangée à l'Ouest est largement dominée par des diatomées du genre *Thallasiosira*, qui sont responsables d'une efflorescence en début de printemps et sont en revanche absentes de la zone stratifiée durant l'été, laquelle est plutôt caractérisée par la présence des dinoflagellés (*Gyrodinium spp.*) dans la couche de fond, particulièrement abondants au mois de juillet. La présence de dinoflagellés dans la partie stratifiée de la baie de Douarnenez a également été mise en évidence par Morin *et al.*, 1989. Alors que les diatomées utilisent les nitrates de façon préférentielle dans les conditions non limitantes, il semble que la production primaire en zone stratifiée soit davantage basée sur l'utilisation d'ammonium. La production locale d'ammonium par l'intermédiaire de la boucle microbienne permet de soutenir la production au niveau de la couche de fond et du maximum de chlorophylle en subsurface durant l'été (croissance de *Gyrodinium spp.*) (Maguer *et al.*, 2000).

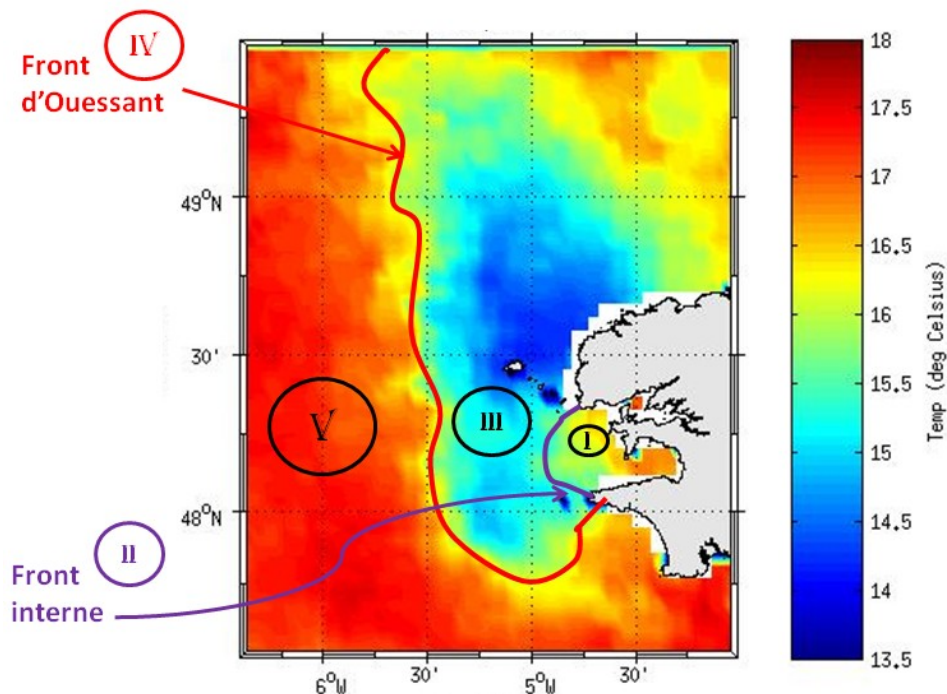


Figure 2.11 : Image satellite (MODIS à 4 km de résolution) de la température de surface mesurée dans le domaine d'étude en moyenne sur le mois de septembre 2007, période durant laquelle le front d'Ouessant est bien établi (I : eaux stratifiées des baies peu profondes (rade de Brest et baie de Douarnenez), II : front thermo-halin interne, III : système homogène, IV : front thermique de marée d'Ouessant et V : eaux stratifiées de la mer d'Iroise)

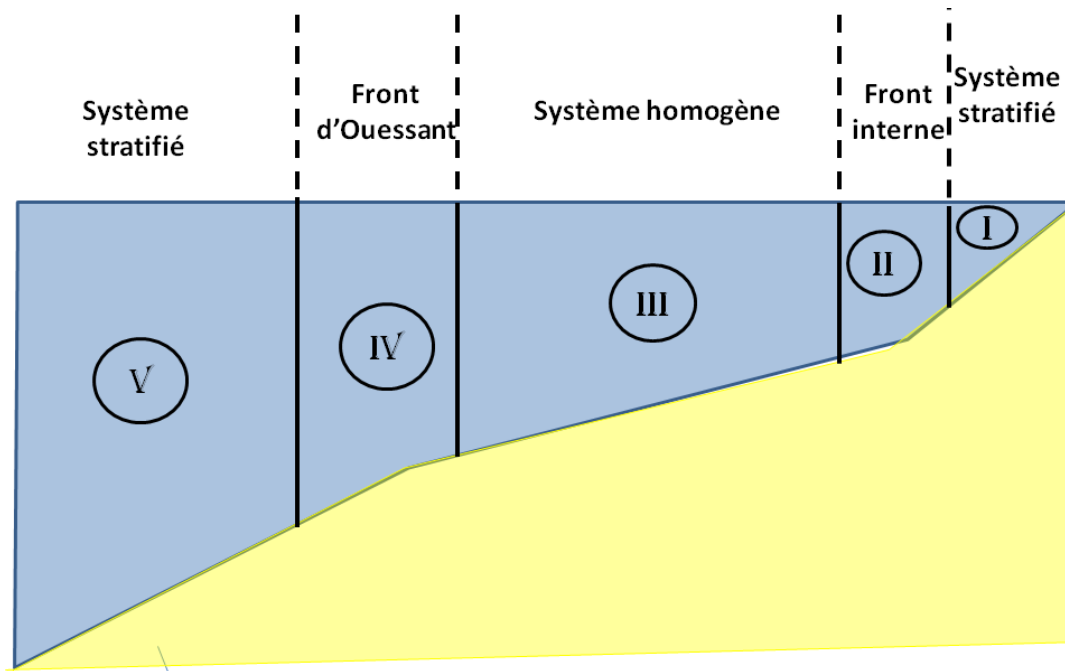


Figure 2.12 : Représentation schématique simplifiée des différentes zones hydrographiques de la mer d'Iroise : I : eaux stratifiées des baies peu profondes (rade de Brest et baie de Douarnenez), II : front thermo-halin interne, III : système homogène, IV : front thermique de marée d'Ouessant et V : eaux stratifiées de la mer d'Iroise

Le front thermique d'Ouessant, également présent de Mai à Octobre, est une zone d'interface (fig. 2.11 et 2.12, IV) qui sépare une première zone océanique caractéristique au large (à l'Ouest), stratifiée de façon saisonnière (fig. 2.11 et 2.12, V), d'une deuxième zone, mélangée à l'Est sous l'action des courants de marée sur le plateau continental peu profond (fig. 2.11 et 2.12, III). La limite entre ces deux zones, qui se situe approximativement à l'Ouest de l'île d'Ouessant, de laquelle le front de marée tire son nom (Mariette et Le Corre 1985), constitue une troisième zone à laquelle l'activité frontale confère une dynamique physique et biologique particulière. La trajectoire du front d'Ouessant suit approximativement l'isobathe 100 mètres (fig. 2.7). Cette région est caractérisée par un gradient thermique négatif en surface du large vers la côte, qui peut atteindre $2^{\circ}\text{C}/\text{km}$ (Mariette, 1983). A une profondeur supérieure, dépassant celle de la thermocline saisonnière dans la zone stratifiée (de l'ordre de 35 à 40 mètres en moyenne), ce gradient est inversé et la température côtière (homogène de la surface au fond de la colonne d'eau) est alors supérieure à celle du large (fig. 2.13, haut). Selon l'intensité et la position des courants de densité de surface et de fond, du forçage atmosphérique par les vents et de l'amplitude des marées, ces deux fronts dits 'de surface' et 'de fond' peuvent parfois ne pas être parfaitement superposés mais se trouver décalés l'un par rapport à l'autre vers l'Est ou l'Ouest (Le Boyer *et al.*, 2009).

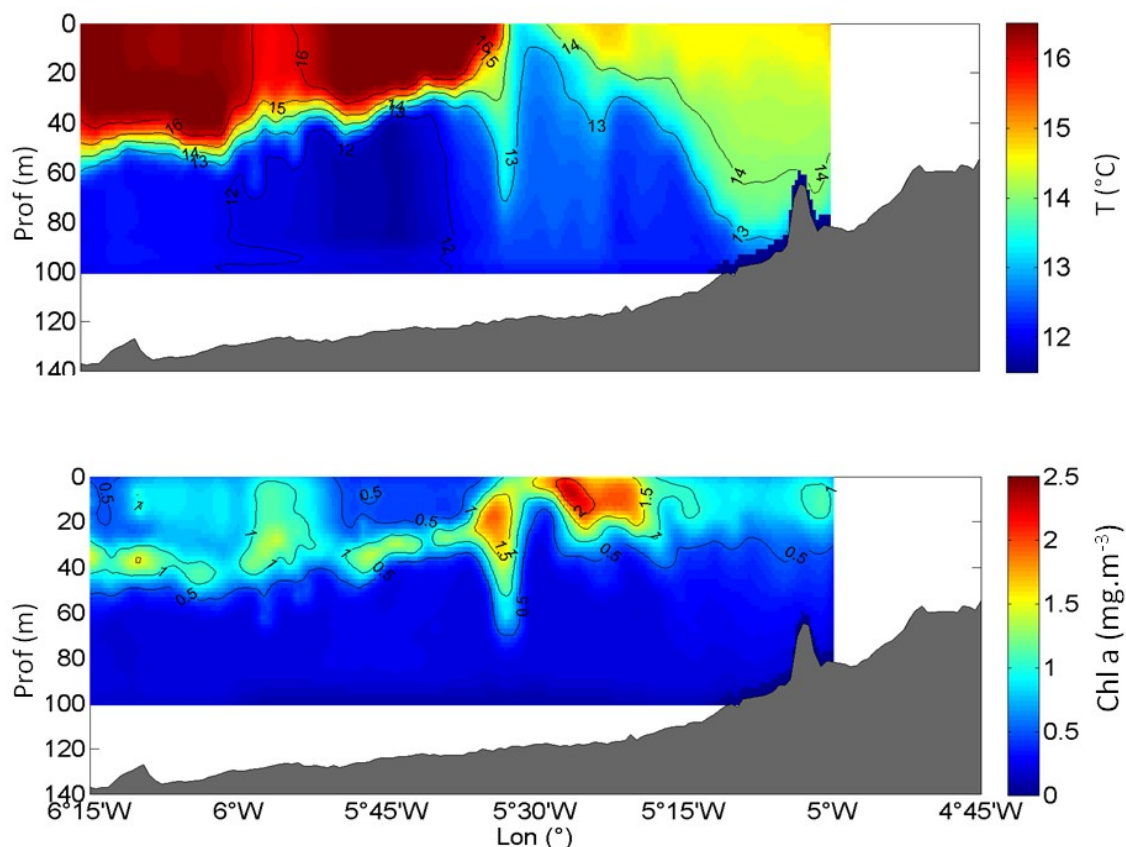


Figure 2.13 Section zonale de température (haut) et de chlorophylle (bas) mesurées durant la campagne FROMVAR en mer d'Iroise à la latitude 48°08' N (au large de la baie de Douarnenez), le 28 septembre 2009 (marée de mortes eaux)

L'environnement spécifique créé par la présence de la zone frontale, particulièrement dynamique, permet des remontées de nutriments depuis la couche profonde (bourselet froid) à l'ouest qui sont majoritairement rendues possibles par les forts courants verticaux associés, principalement lors des vives-eaux. Bien que souvent considéré comme plus minoritaire, un apport d'eau relativement enrichie est également envisagé depuis la zone mélangée côtière vers la zone frontale, via la diffusion à travers la pycnocline. L'activité biologique et notamment la production primaire importante qui résultent de ces conditions spécifiques ainsi que de leurs variations temporelles amènent certains auteurs à qualifier le front d'Ouessant d'écosystème à part entière (Le Fèvre et Grall, 1970). La position longitudinale du front d'Ouessant est variable et dépend des régimes de vent (Altazin-Pichon, 1981 ; Cambon, 2008 ; Chevalier 2014) ainsi que des cycles de marées (marées de mortes eaux et de vives eaux) (Morin, 1984).

Lors des épisodes de vents très faibles ou quasi-inexistants, associés à de faibles coefficients de marée (mortes eaux), il est possible d'observer une stratification de la colonne d'eau, qui s'étend sur le plateau continental. Les courants de marées et le régime de vent n'étant pas assez importants pour assurer un mélange sur la totalité de la hauteur d'eau, le front d'Ouessant disparaît alors. Cependant,

même lors de ces épisodes de restratification côtière estivale les zones se trouvant à forte proximité des îles d'Ouessant et de Sein sont mélangées en permanence et sont donc caractérisées par des eaux froides, du fait de la topographie des fonds (Mariette, 1983).

Ces fluctuations des caractères physiques des masses d'eau vont influencer à la fois les propriétés géochimiques de l'environnement et la composition des communautés biologiques s'y trouvant. Durant sa période d'occurrence (pendant l'été), le front d'Ouessant présente un maximum de chlorophylle de subsurface, typique des zones de front de marée (Franks, 1992). Cette zone où la production primaire et la biomasse phytoplanctonique sont significativement plus importantes que dans les zones alentours (fig. 2.13, bas) est fortement corrélée à la profondeur de la pycnocline. Ainsi, ce maximum de sub-surface remonte vers la surface au niveau de la zone frontale (fig. 2.13, bas), alors qu'il est plus profond vers le large (au niveau de la thermocline saisonnière) (Pingree, 1978 ; Franks, 1992 ; Le Boyer *et al.*, 2009).

En ce qui concerne les communautés phytoplanctoniques, il est possible de distinguer différents assemblages dominants associés aux différents régimes hydrodynamiques de la mer d'Iroise. La zone stratifiée est dominée en surface, durant la période estivale, par des espèces de type nanoflagellés et cryptophycées (parfois des coccolithophoridés) et on peut noter la présence en abondance de dinoflagellés du genre *Girodinium* au niveau de la pycnocline (Pingree, 1978 ; Le Corre et L'Helguen, 1993). A l'opposé, la zone côtière homogène, à l'Est de la zone frontale, dans laquelle la limitation en nutriments est moins forte, est davantage occupée par des diatomées, typiques des eaux tempérées enrichies (qui dominent la composition du phytoplancton en abondance). On rencontre notamment les genres *Nitzschia*, *Rhizosolenia*, *Chaetoceros* et *Thalassiosira*. Ces observations sont en accord avec celles issues d'autres zones frontales du plateau continental Nord européen (Pemberton *et al.*, 2004). Une étude récente menée sur le front d'Ouessant en septembre 2009 a révélé une communauté autotrophe composée de 80% de picoplancton dans la zone stratifiée (les diatomées étant quasi-absentes) et de 30 à 50% de microplancton ($> 5\mu\text{m}$) dans la zone mélangée et la zone frontale (Landeira *et al.*, 2014).

Lors du bloom printanier, la production primaire dans la zone mélangée (à une seule couche) du plateau continental est soutenue par une dominance de production nouvelle et est associée à de forts taux d'absorption de nitrates par des cellules de grande taille tandis que la période estivale présente une production basée sur les formes régénérées de l'azote (55% de l'absorption totale d'azote, d'après L'Helguen *et al.*, 1996). La présence d'ammonium en grande quantité pendant la période estivale est liée à un recyclage local rapide de l'azote issu de la régénération associée à l'excrétion du nano- et microplancton hétérotrophe (majoritairement des ciliés (Le Corre *et al.*, 1996) au printemps et à l'activité bactérienne (favorisée par l'augmentation de la quantité de substrat

organique qui fait suite au développement phytoplanctonique printanier) pendant l'été (Maguer *et al.*, 1999). En effet, le brassage permanent de la colonne d'eau permet à la matière organique d'être dégradée sur place (et non pas exportée vers des profondeurs plus importantes comme c'est le cas dans le système stratifié à deux couches) et rendue directement utilisable dans sa totalité pour le développement du phytoplancton.

Par ailleurs, l'azote dans les zones stratifiées 'offshore' et des baies peu profondes (Baie de Dournenez) est aussi principalement régénérée en surface, sous forme d'ammonium (NH_4) utilisé comme substrat de la photosynthèse (Le Corre et L'Helguen, 1993). Cependant, durant l'été, la biomasse phytoplanctonique dans la couche de surface à l'Ouest du front d'Ouessant est très faible et s'effondre à la suite du pic printannier (au mois d'avril) alors que la couche mélangée du plateau continental montre des biomasses phytoplanctoniques qui se maintiennent durant toute la saison estivale et atteignent un maximum en fin d'été (au mois d'août sur la côte Nord du littoral breton) (Wafar *et al.*, 1983 ; Maguer *et al.*, 1998).

Aussi, dans une étude menée sur le front de la mer celtique, il a été montré que l'apparition du bloom saisonnier est associée à une brusque augmentation de la part de production nouvelle (i.e. basée sur le nitrate) par rapport à la production primaire totale (mesurée par le *f*-ratio, passant de 0.5 à 0.8) sur le plateau continental lors du passage d'une communauté hivernale dominée par du pico-plancton (42% de la biomasse) vers une communauté comptant la présence de diatomées des genres *Nitzschia*, *Thalassionema* et *Chaetoceros*, (Rees *et al.*, 1999). La communauté en place lors du pic printanier de croissance (bloom) montre également un rapport N/C plus important que celui de la biomasse hivernale.

Dans la zone côtière, le principal facteur limitant de la croissance est la lumière (L'Helguen *et al.*, 1996). Cette observation est particulièrement vraie dans les régions qualifiées de 'système homogène profond', c'est à dire lorsque la profondeur de la colonne d'eau (et par conséquent celle de la couche mélangée) dépasse celle de la zone euphotique (L'Helguen *et al.*, 2000). Du fait du mélange verticale, les cellules phytoplanctoniques sont exportées hors de la zone éclairée pendant une partie du jour, ce qui de facto limite leur production. De plus, la lumière est réduite du fait de la forte turbidité induite par le mélange dû à la marée et des fortes concentrations en matière organique. Les rapports production/biomasse observés y sont supérieurs à ceux de la zone stratifiée (Sournia *et al.*, 1988), pour laquelle la croissance phytoplanctonique est davantage limitée par les concentrations en macronutriments.

Au niveau du front, la production primaire locale basée sur le flux de nitrate est également majoritaire et le *f*-ratio est fort. D'autre part, la reminéralisation et la production locale d'ammonium est relativement faible dans la zone frontale en partie à cause des faibles biomasses de zooplancton herbivore (copépodes), dont les temps de génération, supérieurs à ceux du phytoplancton ne

permettent pas une croissance optimale dans les conditions fortement dynamiques que représente l'environnement frontal (forts gradients de densité entre la surface et le fond) (Mcginty *et al.*, 2014). Les niveaux de production primaire et la dynamique du stock de biomasse phytoplanctonique au niveau du front d'Ouessant sont régis par le cycle bimensuel de marée. Ainsi, aux périodes de vives-eaux, qui permettent un enrichissement en macronutriments (nitrates) en vives-eaux succèdent des périodes de mortes-eaux, pendant lesquelles la colonne restratifie et la biomasse phytoplanctonique s'accumule au niveau de la thermocline (Le Fèvre et Frontier, 1988). Le phytoplancton dans cette zone est alors essentiellement dégradé par des bactéries et/ou consommé par des organismes microphages ou détritivores (de type ciliés ou flagellés).

A l'inverse, la pente du plateau continental qui constitue pour l'essentiel la zone totalement mélangée de la mer d'Iroise abrite de plus fortes concentrations zooplanctoniques et est donc caractérisée par un régime trophique de type herbivorie directe (Le Fèvre et Frontier, 1988).

Ainsi, il apparaît donc que dans ces systèmes frontaux, tel que celui sur lequel se porte cette étude, les conditions hydrodynamiques façonnent les communautés biologiques (taille des cellules par exemple) et les propriétés biogéochimiques qui leur sont associées (production primaire, export etc.) à des échelles temporelles diverses (du cycle de marée au cycle saisonnier).

Dans ce contexte, il est utile de souligner l'importance du cycle de marées mortes eaux/vives eaux qui tend à influencer, comme énoncé précédemment la dynamique frontale (Cambon, 2008), la disponibilité des nutriments au niveau du front mais aussi le pool d'espèces capables de se développer (Sharples, 2008). En effet, le flux de nitrates remis en suspension au niveau du front, provenant de la diffusion et de la remise en suspension depuis les zones profondes (bourrelet froid à l'ouest du front) est plus de deux fois supérieur en périodes de vives eaux ($13,3 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$) à celui mesuré en périodes de mortes-eaux ($5,3 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$) (Landeira *et al.*, 2014).

Cette dernière étude menée sur la taille des chaînes de diatomées au niveau du front d'Ouessant au cours d'un cycle de marée met en évidence la présence de chaînes de plus grande taille durant la marée de vives eaux mais en abondance plus faible que lors de la période de mortes-eaux. La diminution de la taille des chaînes en périodes plus pauvres en sels nutritifs pourrait alors être expliquée par une optimisation dans l'acquisition des ressources par la présence de cellules isolées (Pahlow *et al.*, 1997).

Chapitre 3 : Outils numériques

3.1 Le modèle hydrodynamique ROMS-AGRIF

Le modèle qui a été choisi pour mener à bien cette étude de modélisation est le code hydrodynamique aux équations primitives ROMS (Regional Oceanographic Modeling System) (Shchepetkin et McWilliams, 2005). Initialement mis au jour à l'Université américaine de Rutgers au début des années 1990, ROMS est un outil polyvalent qui est aujourd'hui développé en parallèle dans plusieurs institutions. On peut citer tout d'abord la version Rutgers, maintenue à l'Université du même nom. Une seconde version, très proche, ROMS UCLA est développée par l'Université de Californie à Los Angeles. Enfin, une troisième version, appelée ROMS AGRIF (pour 'Adaptative Grid Refinement in Fortran') est le fruit d'une collaboration entre l'IRD (Institut de Recherche pour le Développement), sous la tutelle de Patrick Marchesiello et Pierrick Penven et l'INRIA (Institut National de Recherche en Informatique et en Automatique) avec la contribution de Laurent Debreu et Florian Lemarié. Mon travail de thèse a été effectué à l'aide de la version 3 de ce dernier code ROMS_AGRIF, écrit en langage FORTRAN (<http://www.romsagrif.org/>).

3.1.1 Description du modèle et de la configuration Iroise

3.1.1.1 Présentation générale

ROMS est un modèle hydrostatique tridimensionnel aux équations primitives, spécialement conçu, comme son nom l'indique, pour des études à l'échelle régionale. En effet, le code a été spécifiquement développé pour répondre à des problématiques nécessitant la résolution des moyennes et fines échelles spatiales et temporelles dans les régimes côtiers et de transition. En particulier, ce modèle a été largement utilisé dans les principales zones d'upwellings côtiers que sont le courant de Californie (Marchesiello *et al.*, 2003 ; Capet *et al.*, 2008 ; Goebel *et al.*, 2010, 2013 et 2014 et Combes *et al.*, 2013), le courant de Humboldt le long de la côte du Pérou (Penven *et al.*, 2005), l'upwelling du Benguela (Penven *et al.*, 2001) ou encore celui du Nord Ouest de l'Afrique (upwelling sénégal-mauritanien) (Marchesiello et Estrade, 2007 ; Auger *et al.*, 2015). L'un des principaux atouts du modèle ROMS est sa capacité à représenter correctement les structures (sub-) mésoéchelles (de types tourbillons à faible durée de vie) notamment grâce :

- à la limitation de la dispersion numérique par l'utilisation de schémas d'advection d'ordres élevés
- au choix de coordonnées verticales sigma, qui suivent le relief des fonds et permettent une meilleure résolution de la dynamique au contact de la topographie
- à un sous-modèle de fermeture turbulente efficace pour la paramétrisation du mélange à l'intérieur de chaque point de grille.

Les trois hypothèses universelles sur lesquelles se base le modèle sont (i) l'approximation hydrostatique verticale, (ii) l'approximation de Boussinesq et (iii) l'hypothèse d'incompressibilité. Le détail des équations primitives telles qu'elles sont écrites dans le modèle est fourni en annexe.

La version du modèle, appliqué à la mer d'Iroise, qui a été utilisée dans ma thèse est basée sur la même emprise géographique que celle de la thèse de Gildas Cambon (2008). Cependant, la version du code utilisée (v3.1) diffère. Par ailleurs, les années simulées sont différentes (2003 pour l'étude précédente et 2007 dans le cadre de ma thèse) ainsi que les forçages (forçages atmosphériques, frontières ouvertes et marée). Ainsi, la description des résultats physiques sera abordée dans la section §3.1.2 de ce chapitre. Les analogies et différences avec la thèse de Gildas Cambon seront alors décrites.

3.1.1.2 Modèle de fermeture turbulente KPP

En complément du modèle hydrodynamique qui résout les équations primitives, ROMS possède un sous-modèle de fermeture turbulente de type KPP (pour 'Non-local K_Profile planetary boundary layer Parametrisation') (Large *et al.*, 1994) qui est basé sur les équations de l'écoulement moyen de Reynolds. Ce dernier permet de résoudre les mouvements diffusifs verticaux à l'intérieur des mailles (effet sous-maille) du modèle (i.e. qui ont lieu à une échelle inférieure à celle de la résolution de la grille utilisée). Le modèle KPP fournit les coefficients de viscosité et de diffusivité verticales (Ak_v (quantité de mouvement) et Ak_c (diffusivité pour les traceurs)) à l'intérieur de la colonne d'eau (le mélange horizontal est quant à lui directement inclus dans les termes de dissipation turbulente des équations du schéma d'advection qui est suffisamment implicitement diffusif pour qu'il ne soit pas nécessaire d'ajouter un lissage supplémentaire de viscosité latérale (#undef TS_DIF), excepté dans la couche éponge, à proximité des frontières ouvertes (cf. §2-1-1-4).

3.1.1.3 Schéma d'advection et discrétisation

Les schémas numériques utilisés pour résoudre les équations aux dérivées partielles du modèle sont appliqués à chaque pas de temps dans chacun des points de grille du domaine d'étude (3D).

Discrétisation temporelle :

La discrétisation temporelle des équations différentielles se fait selon un schéma prédictif explicite d'ordre 3. Celui-ci est dit « split-explicit », c'est-à-dire qu'il sépare les modes barotrope (2D – onde de gravité de surface - marée) et barocline (3D – ondes internes) et comporte deux phases (l'une prédictive et la seconde correctrice (« leapfrog »)), afin de satisfaire l'équation de continuité.

De manière à permettre une optimisation du temps de calcul, les processus (plus lents) de type tridimensionnel sont résolus avec un pas de temps supérieur à celui de la propagation des variables pronostiques du mode barotrope (élévation de la surface libre (ζ), \bar{u} , \bar{v}) qui est lui plus rapide. Il est donc possible de découper le pas de temps barocline en plusieurs itérations barotropes.

La description détaillée de l'algorithme de discrétisation temporelle d'ordre 3 est disponible dans Shchepetkin et McWilliams (2005).

Dans la configuration Iroise de ma thèse, le pas de temps barocline est de 100 secondes. Ce pas de temps, très court, a été choisi de manière à respecter le critère de stabilité CFL (Courant-Friedrichs-Lewy) (Courant *et al.*, 1967).

La discrétisation sur la profondeur produit une hauteur d'eau minimale de 50 cm par niveau vertical dans les zones peu profondes, ce qui implique l'utilisation de ce pas de temps très court.

D'autre part, il est important de noter le fait que les forts courants de marée associés à la topographie particulière de la zone d'étude (cf. §2-1-1) entraînent un niveau énergétique particulièrement élevé à l'origine d'instabilités numériques fréquentes sur la zone, qui ne peut être modélisée de façon satisfaisante avec un pas de temps plus important que celui choisi ici, de l'ordre d'une centaine de secondes.

Schéma d'advection latérale :

L'advection horizontale des quantités de mouvement et des traceurs physiques que sont la température et la salinité est réalisée (dans le cadre de mon travail de thèse) par l'intermédiaire d'un schéma d'advection dissipatif quasi-monotone de type 'upstream-biased', lui aussi d'ordre 3 dans

l'espace (UP3) (Shchepetkin et McWilliams, 1998) avec un pas de temps qui correspond à celui du mode barocline (100 secondes). L'utilisation de ce schéma d'ordre relativement élevé, peu dispersif, permet d'améliorer la solution obtenue dans chacun des points de grille du modèle par rapport à un schéma d'ordre 2, en particulier via une meilleure prise en compte des gradients importants sur les pentes abruptes de la topographie irrégulière rencontrée en milieu côtier.

En ce qui concerne le transport des traceurs biogéochimiques (nutriments, particules organiques, matière dissoute etc.), le schéma d'advection utilisé est un schéma du 5^{ème} ordre de type WENO5 (Weighted Essentially Non-Oscillatory) (Liu *et al.*, 1994 ; Jiang et Shu, 1996).

Schéma d'advection verticale :

Le schéma vertical d'advection des traceurs est un schéma de type AKIMA d'ordre 4 (#define TS_VADV_AKIMA).

Discrétisation verticale :

ROMS est un modèle à surface libre (ζ) et à coordonnées verticales sigma généralisées s : la discrétisation de la colonne d'eau sur la verticale est réalisée à l'aide de niveaux σ (sigma), qui épousent la topographie du fond (fig. 3.1) (le nombre de niveaux verticaux reste inchangé, quelle que soit la profondeur d'eau).

La grille de la configuration Iroise sur laquelle se base ces travaux contient 30 niveaux verticaux sigma. Pour des raisons de stabilité numérique, la profondeur minimale imposée (h_{min}) est de 15 mètres, dans les zones à proximité immédiate de la côte.

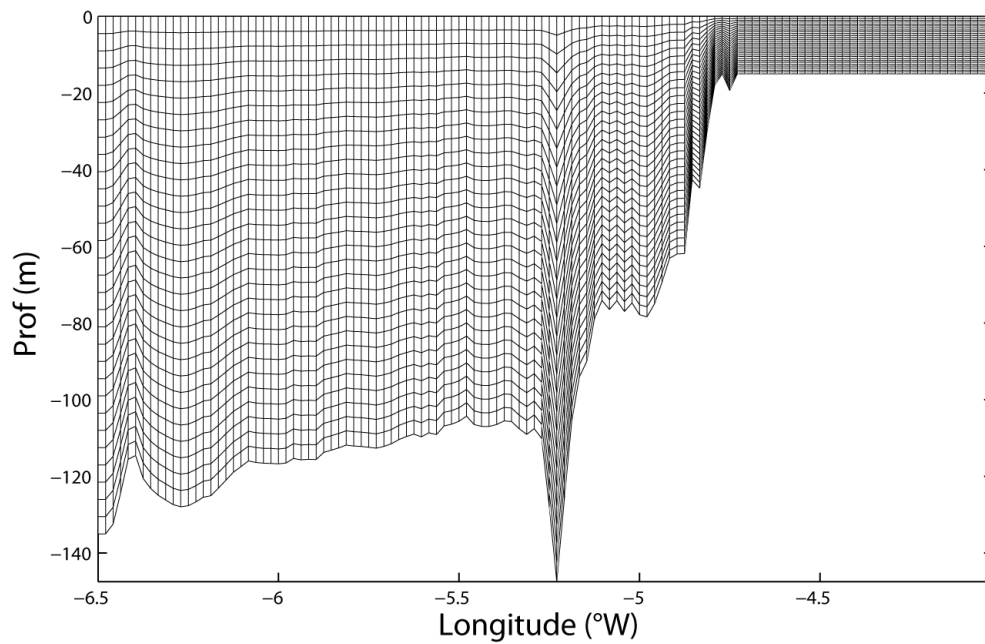


Figure 3.1 : Profondeur des niveaux verticaux sigma le long d'une section zonale à 48°30' N (sans prise en compte de l'élévation de surface libre)

Le niveau de résolution est le même en surface et au fond ($\theta b=1$) et le paramètre de 'stretching' (θ_s) est de 0.001, ce qui est très faible ($0 < \theta_s < 20$) et revient à ne pas considérer d'augmentation de résolution en surface et au fond, la précision des 30 niveaux verticaux dans la zone d'étude étant suffisante pour résoudre correctement les processus physiques associés à la surface et au fond de la colonne d'eau. En effet, l'épaisseur des couches de surface et de fond est de 50 cm lorsque la profondeur est minimale (15 m) et de 5.6 m lorsque la profondeur est maximale (169 m) (fig. 3.2).

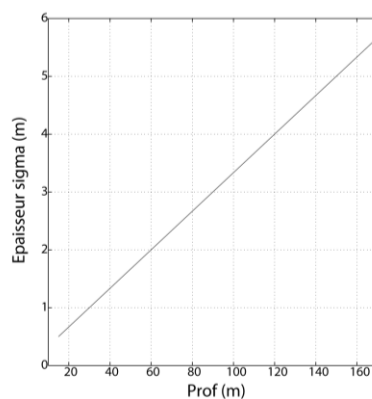


Figure 3.2 : Epaisseur (mètres) de chaque niveau vertical sigma en fonction de la profondeur de la colonne d'eau

Discrétisation temporelle :

Le quadrillage spatial est lui défini selon une grille Arakawa régulière de coordonnées curvilignes orthogonales, qui suit la forme des frontières latérales (fig. 3.3). La grille décalée Arakawa du modèle ROMS est de type « C » (Arakawa, 1972) : elle permet une séparation des calculs des quantités de traceurs et des quantités de mouvements (vitesses horizontales) afin de limiter le nombre d'opérations (intégrations, moyennes etc.) et donc d'optimiser la conservation de la masse. Ainsi, le calcul des vitesses zonales (u) et celui des vitesses méridiennes (v) sont décalés respectivement d'un demi-point de grille vers l'Est/Ouest et vers le Sud/Nord par rapport au calcul des quantités de traceurs qui a lieu au centre de la grille (Ω).

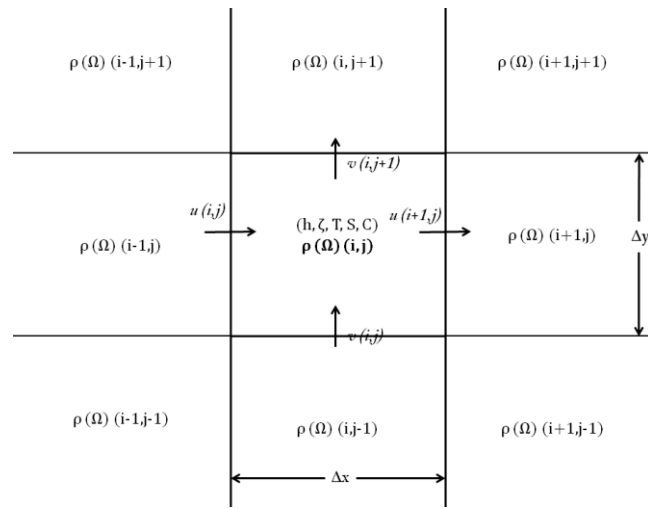


Figure 3.3 : Grille Arakawa de type C

Grille et bathymétrie :

La résolution spatiale qui a été utilisée pour la réalisation de ces travaux est une résolution au $1/49^\circ$, soit 1500 mètres environ. Les limites géographiques de la zone d'étude sont celles qui ont été choisies dans le cadre de la thèse de G. Cambon (Cambon, 2008) et s'étendent de 6.5° W à 4° W et de 47.5° N à 49.5° N, ce qui porte le nombre de points de grille à 143 dans la direction méridienne et 120 dans la direction zonale.

La grille utilisée est également issue de la configuration de la thèse de G. Cambon et provient de données bathymétriques fournies par le SHOM (Service Hydrographique et Océanographique de la Marine) à 500 mètres de résolution (fig. 3.4). La différence de configuration entre cette étude et la thèse de G.Cambon réside principalement dans l'utilisation de conditions aux limites de surface et latérales différentes ainsi que d'un forçage en marée amélioré (voir §3.1.1.6).

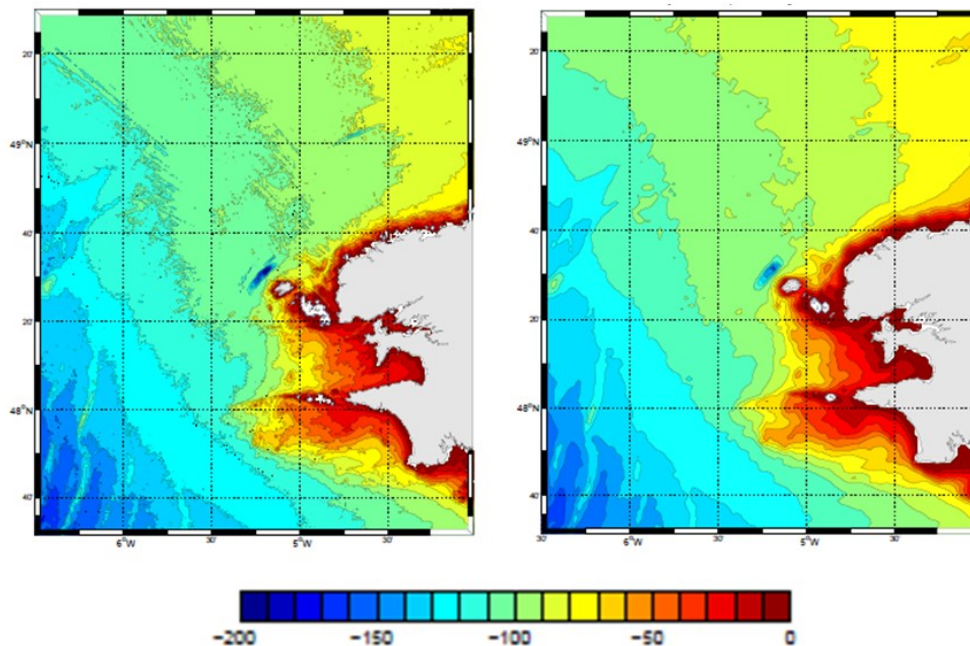


Figure 3.4 : Bathymétrie à 500 m (gauche) (source : SHOM) et extrapolée sur la grille du modèle à 1500 m (droite), figure issue de la thèse de G.Cambon (2008)

3.1.1.4 Conditions aux limites et couche éponge

Surface et fond :

Aux interfaces océan/atmosphère et océan/sédiment, le sous-modèle de diffusion verticale KPP n'est pas appliqué et des conditions aux limites sont nécessaires pour prendre en compte d'une part les interactions océan-atmosphère et le frottement sur le fond océanique d'autre part. Au fond, les vitesses horizontales et verticales dépendent du cisaillement du courant de marée sur le fond. Le stress de fond est paramétrisé par une friction de type quadratique avec une couche logarithmique de Von- Kármán.

En surface, la couche océanique est forcée par les conditions atmosphériques. Il convient alors de prendre en considération à la fois la tension de vent mais aussi (à l'inverse de la condition limite de fond) les échanges de chaleur et de salinité à l'interface entre l'atmosphère et la couche d'eau superficielle. La couche océanique de surface est forcée par les conditions atmosphériques. Pour

cela, on utilise la paramétrisation ‘bulk’ existante dans le modèle ROMS, qui est dérivée du système américain *COAMPS* (Coupled Ocean / Atmosphere Mesoscale Prediction System) (Hodur, 1997). Les formulations utilisées pour le calcul des quantités de mouvements, des échanges de chaleur et de l’évaporation au niveau de la couche de surface sont tirées de Liu *et al.*, 1979.

Les variables qui sont utilisées à l’interface océan/atmosphère sont (i) la tension de vent, (ii) le flux de chaleur sensible, (iii) les flux de chaleur latente (évaporation/précipitations) et (iv) les flux radiatifs. Les forçages utilisés sont tirés du modèle ALADIN (Aire Limitée Adaptation dynamique Développement InterNational) du CNRM (Centre National de la Recherche Météorologique) en ce qui concerne le vent et les flux de chaleur. Les flux radiatifs sont eux issus du capteur SEVIRI (spinning enhanced visible and infrared imager). Des exemples de ces forçages ont été présentés dans le chapitre 2. Une description détaillée des conditions aux limites au fond et en surface est disponible en annexe de ce manuscrit (1.2).

Frontières ouvertes :

En complément des interfaces eau/sédiment et océan/atmosphère, la configuration Iroise comprend quatre frontières ‘ouvertes’ : à l’exception de la côte bretonne à l’Est du domaine d’étude, le reste du domaine est directement connecté à l’océan ouvert environnant. Comme dans toute étude de modélisation régionale, il convient alors d’utiliser une paramétrisation adaptée des conditions aux limites du domaine, qui doit permettre à la solution de l’intérieur de sortir sans réflexion et au flux entrant de refléter correctement les informations de l’environnement océanique immédiat. La prise en compte de ces flux est également détaillée en annexe (1.2).

Couche éponge :

Une couche éponge, située à l’interface entre l’intérieur du domaine et les frontières ouvertes, permet de filtrer la solution interne du modèle sur les quelques points de grille qui se trouvent près de la frontière afin de la connecter aux données extérieures de forçages de plus grande échelle. Ainsi, le terme de rappel sortant est maximal au niveau des frontières ($\tau = \tau_{in}/\tau_{out}$) et diminue ensuite progressivement vers l’intérieur de la couche éponge (devient nul au premier point de grille à l’intérieur de la couche éponge), dont l’épaisseur est de 10 km.

D’autre part, un terme de mélange horizontal explicite (diffusivité/viscosité horizontale) est ajouté dans la couche éponge ($10 \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$). De la même façon que pour les termes de rappel, ce coefficient de mélange décroît de l’extérieur vers l’intérieur de la couche éponge.

Conditions initiales et aux frontières ouvertes :

Les données utilisées comme conditions initiales et conditions aux frontières ouvertes sont issues des sorties interannuelles du modèle NEMO-PISCES (3D) qui a été appliqué à la zone Atlantique Nord Est (Gorgues, pers. comm.) avec une résolution spatiale de $1/4^\circ$ et temporelle de 5 jours. Les traceurs qui sont rappelés sont \bar{u} , \bar{v} et la surface libre ζ pour le mode barotrope et u, v , la température et la salinité en ce qui concerne les variables physiques pour le mode barocline. Pour la biologie, les concentrations en nitrates, phosphates et silicates issues des simulations PISCES Atlantique Nord puis corrigées à l'aide de données *in situ* sont notamment utilisées (cf. §2-2-3-3). Les traceurs qui ne sont pas disponibles dans les simulations de forçages (phytoplancton, zooplancton etc.) sont initialisés au premier pas de temps de la simulation et aux frontières ouvertes à l'aide de valeurs analytiques.

3.1.1.5 Prise en compte des rivières

La configuration Iroise prend en compte deux cours d'eau, l'Aulne et l'Elorn, qui se jettent dans la rade de Brest, au niveau de la commune de Landevennec et de la ville de Brest (fig. 3.5).

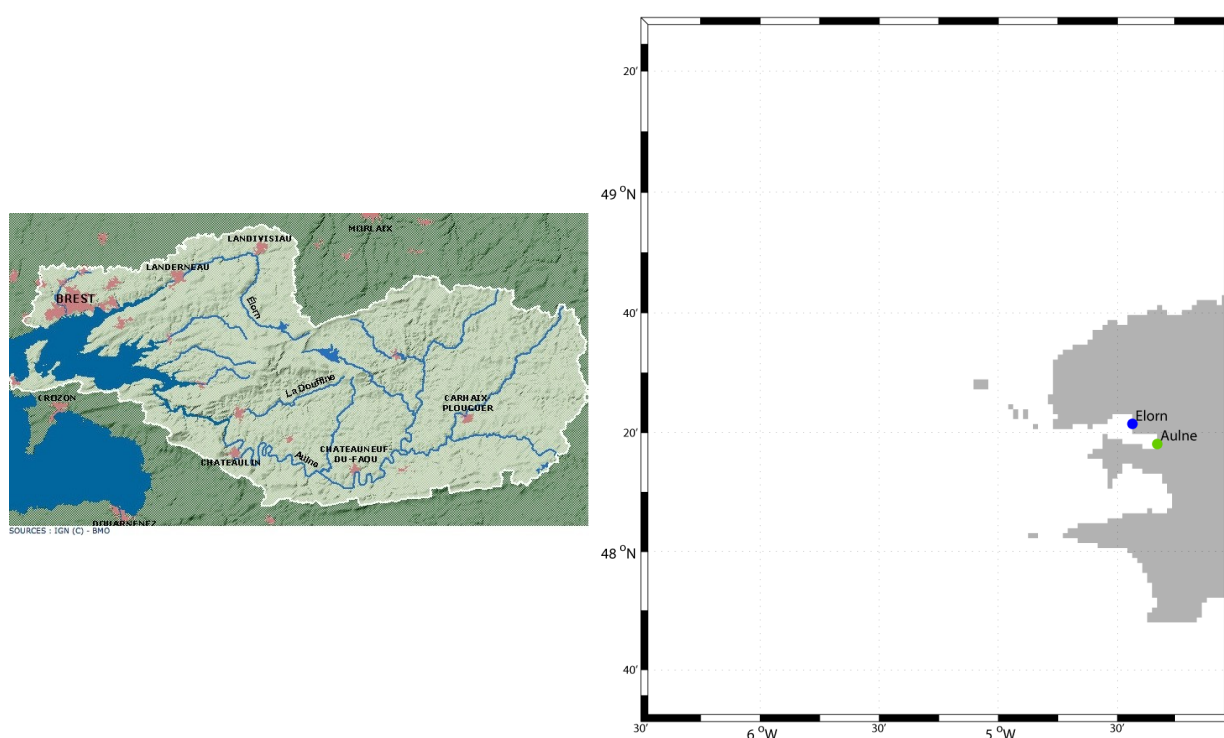


Figure 3.5 : Bassins versants de l'Aulne et de l'Elorn (gauche) et positions de l'embouchure des deux fleuves dans la configuration Iroise

Les flux entrants dans la rade à l'embouchure de chacun de ces deux fleuves sont lus à chaque pas de temps dans un fichier netcdf de forçage. Il s'agit d'une climatologie mensuelle qui concerne le débit du fleuve, sa température et les concentrations en nitrates, phosphates et silicates. J'ai réalisé durant ma thèse la mise en place dans ROMS AGRIF du module qui permet la prise en compte de paramètres qui varient de façon temporelle grâce à la lecture dans un fichier netcdf, ce qui n'était pas disponible auparavant.

Les données de débit et la température sont issues de l'Agence de l'eau Loire Bretagne (<http://osur.eau-loire-bretagne.fr>) et ont été moyennées entre les années 2000 et 2013. Pour les sels nutritifs, les données nous ont été fournies par l'observatoire ECOFLUX de l'IUEM (<http://www-iuem.univ-brest.fr/ecoflux>) et ont été moyennées sur la période 1998-2012.

L'apport d'eau douce en provenance des deux fleuves est également explicitement pris en compte au niveau de la salinité qui est mise à 0 pour le flux d'eau entrant à chacune des deux embouchures.

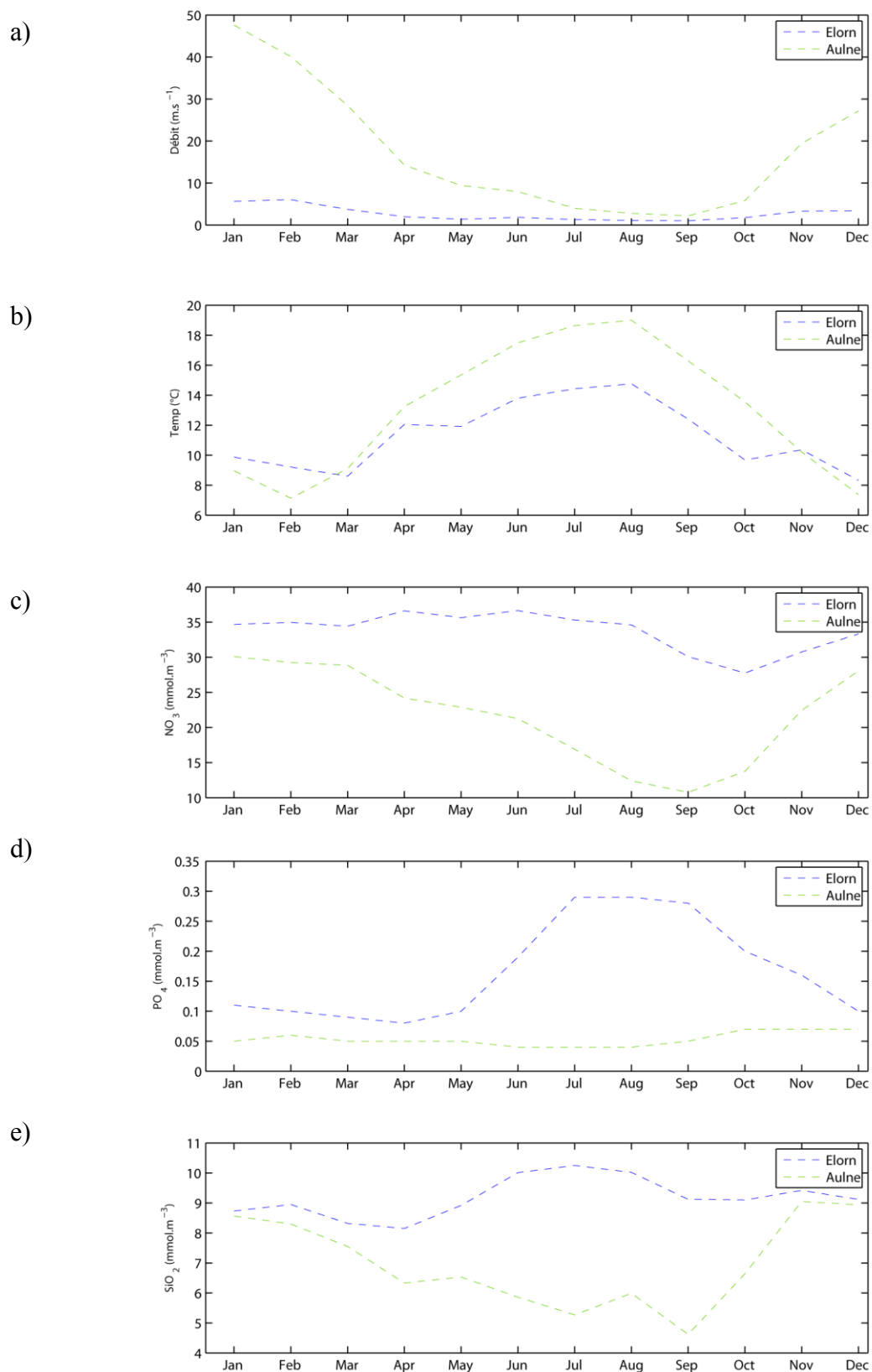


Figure 3.6 : Climatologie saisonnière du débit (m.s-1) (a), de la température (°C) (b), de la concentration en nitrates (mmolN.m-3) (c), phosphates (mmolP.m-3) (d) et silicates (mmolSi.m-3) (e) issue des données Agence l'eau Loire Bretagne et réseau d'observation ECOFLUX pour l'Aulne (vert) et l'Elorn (bleu)

La figure 3.6 présente les données utilisées pour simuler les apports de l'Aulne et de l'Elorn au cours d'un cycle saisonnier moyen. Le débit de l'Aulne est maximum durant l'hiver ($30 \text{ à } 50 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) et atteint un minimum durant l'été de $5\text{-}6 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. L'Elorn présente un débit moindre, qui n'excède jamais $10 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (fig. 3.6, a). En revanche, les niveaux de sels nutritifs apportés par l'Elorn au niveau de son embouchure sont supérieurs à ceux de l'Aulne. Les concentrations en nitrates (fig. 3.6, c) dépassent ainsi $35 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3}$ durant une grande partie de l'année dans les eaux de l'Elorn, avec une valeur minimale en fin d'été. En ce qui concerne les phosphates, le maximum dans l'Elorn est atteint au mois d'août-septembre avec des concentrations de l'ordre de $0.3 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3}$ (fig. 3.6,d), soit trois fois plus que la concentration en phosphates dans l'Elorn au printemps et six fois plus que celles de l'Aulne ($0.05 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3}$), constantes sur l'année. Les concentrations en silicates (fig. 3.6, e) sont également plus élevées dans l'Elorn que dans l'Aulne avec un maximum de $10 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3}$ au mois de juillet. A l'inverse, les concentrations en silicates de l'Aulne sont les plus élevées durant la période hivernale ($8\text{-}9 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3}$). Ces apports, en particulier pour le nitrate et le phosphate (orthophosphates), particulièrement abondant dans l'estuaire de l'Elorn en fin d'été, sont largement dépendants des activités anthropiques dans les bassins versants des deux fleuves, notamment l'agriculture (nitrate), les industries et les rejets urbains (Delmas et Treguer, 1983).

3.1.1.6 Forçage de marée

Les conditions utilisées aux frontières décrites en §2-1-1-4-c ne prennent pas en compte la marée. Or, la plus grande partie de l'énergie dissipée sur le plateau continental Armoricaïn et en mer d'Iroise est due au signal de marée (cf. §2-1). Il est donc nécessaire d'ajouter un forçage spécifique de marée barotrope au forçage aux frontières ouvertes explicité précédemment. Ainsi, les courants de marée \bar{u} , et \bar{v} et la hauteur de la surface libre ζ issus des conditions aux frontières qui sont fournis au modèle par radiations de type 'Flather' à chaque pas de temps sont modifiés au préalable avant d'être introduits dans la grille du modèle afin de prendre en compte l'effet de la marée dans le forçage latéral. Pour ce faire, le modèle a besoin de connaître les caractéristiques de chacune des composantes harmoniques de l'onde périodique de marée en chaque point des frontières océaniques du domaine d'étude.

Les données que nous avons utilisées pour extraire le signal de marée sont issues de l'atlas NEA-2004 (Peraud *et al.*, 2008 a et b) qui a été obtenu à l'aide du modèle à grille non structurée T-UGOm 2D (pour 'Toulouse Unstructured Grid Ocean model'), développé au POC (Pôle d'Océanographie Côtière de Toulouse) qui simule la marée barotrope dans la zone Atlantique Nord Est (-20° W à 15° E et 25° N à 65° N) avec une résolution spatiale assez fine, de l'ordre de 20 km au large et entre 1 et 3 km sur le plateau continental qui est forcé aux frontières en surface libre par l'atlas de marée FES2004 ('finite-elements solutions') (Lyard *et al.*, 2006). Ce dernier atlas est le

fruit d'un travail de modélisation à l'échelle globale avec le modèle CEFMO ('Code aux éléments finis pour la Marée Océanique') couplé à un système d'assimilation de données altimétriques CADOR ('Code d'Assimilation de Données Orienté Représenteur'). L'un des principaux avantages de FES4 par rapport à d'autres atlas de marée globale est la prise en compte des composantes non linéaires de la marée (en particulier l'harmonique quart diurne (M4), essentielle pour simuler correctement la marée dans les zones côtières du Golfe de Gascogne (Pairaud *et al.*, 2008 a)). Cependant, la résolution relativement faible du modèle servant à générer l'atlas FES4 rend son utilisation insuffisante pour représenter la dynamique interne spatialisée dans la région qui nous intéresse, c'est pourquoi il est préférable d'utiliser un atlas régional (ici NEA-2004) dans ce type d'application.

L'atlas régional de marée fournit en chaque point de la grille les constantes harmoniques que sont l'amplitude (de l'élévation de surface libre (m) et des courants barotropes zonal et méridien (m.s^{-1})) et le décalage en phase (degrés) pour chacune des 15 harmoniques suivantes :

- les ondes diurnes Q1 (26.87h), O1 (25.82h), P1 (24.07h) et K1 (23.93h)
- les ondes semi-diurnes : M2 (12.42h), S2 (12h), N2 (12.66h), K2 (11.97h), L2 (12.19h), T2 (12.01h), 2N2 (12.90h), Mu2 (12.87h) et Nu2 (12.62h)
- les ondes quart-diurnes : M4 (6.2h) et MS4 (6.10h)

Les corrections nodales pour la phase et pour l'amplitude sont ensuite appliquées pour chacune de ces harmoniques. La forme et l'orientation des ellipses du courant de marée (demi-axes majeurs et mineurs de l'ellipse en m.s^{-1}) ainsi que leur inclinaison (angle en degrés entre l'est et l'axe majeur de l'ellipse) et leur phase (degrés) par rapport à la situation au méridien de Greenwich sont calculées.

Finalement, ces données sont interpolées sur la grille du modèle à l'aide d'une interpolation spline bicubique et seront utilisées par le modèle ROMS pour reconstruire le signal de marée aux frontières du domaine, qui est la somme des 15 harmoniques. Les données de marée sont compilées dans des fichiers mensuels dans lesquels les caractéristiques de chacune des 15 harmoniques sont ajustées en fonction de la saison. Les figures 3.7 et 3.8 montrent la moyenne annuelle de l'amplitude (m) (3.7) et les ellipses du courant de marée (m.s^{-1}) (3.8) pour les ondes M2, S2, N2, O1, K1 et M4.

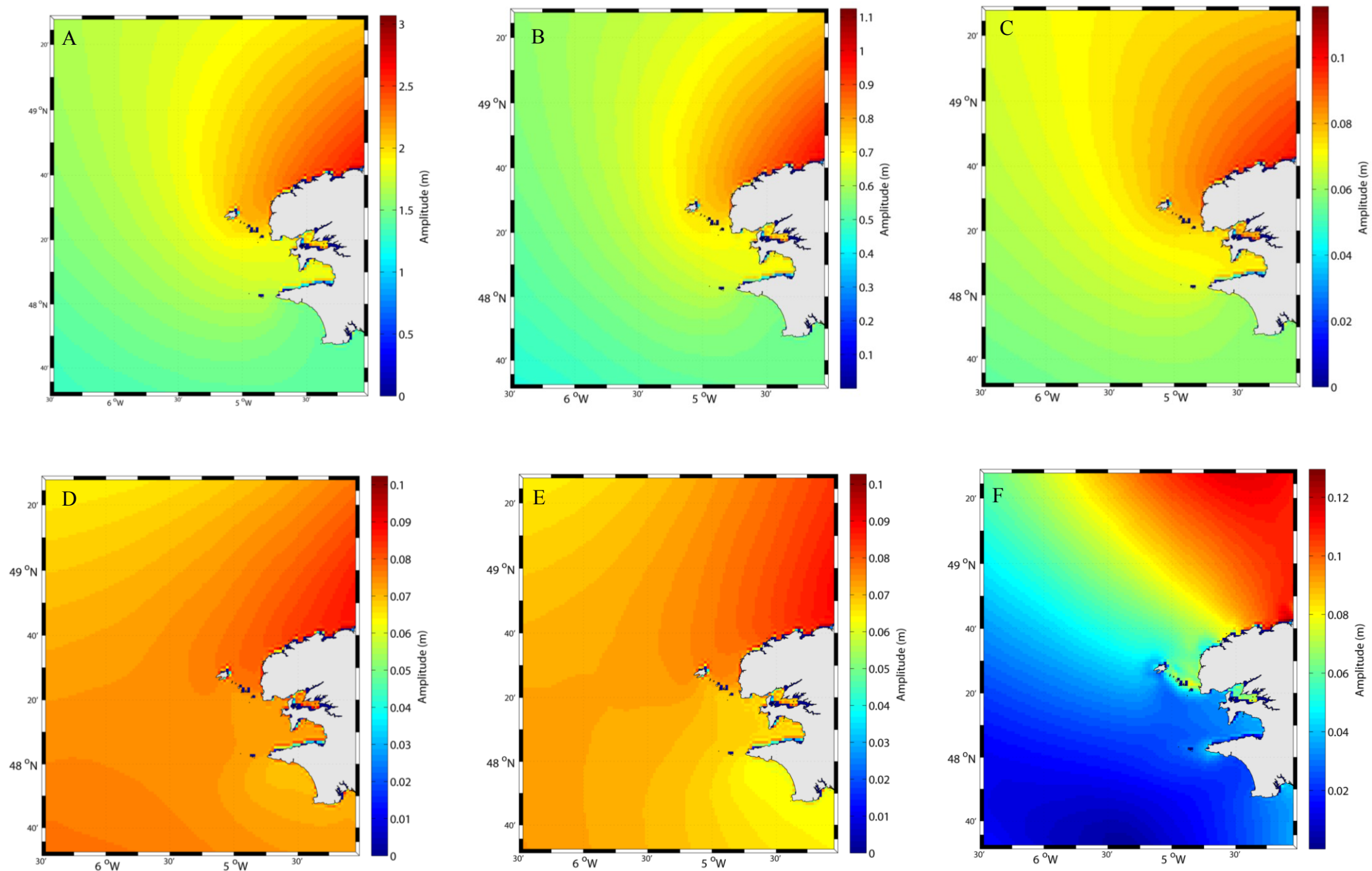


Figure 3.7 : Amplitude (m) de la surface libre associée aux harmoniques M2 (A), S2 (B), N2 (C), O1 (D), K1 (E) et M4 (F) en moyenne sur l'année 2007

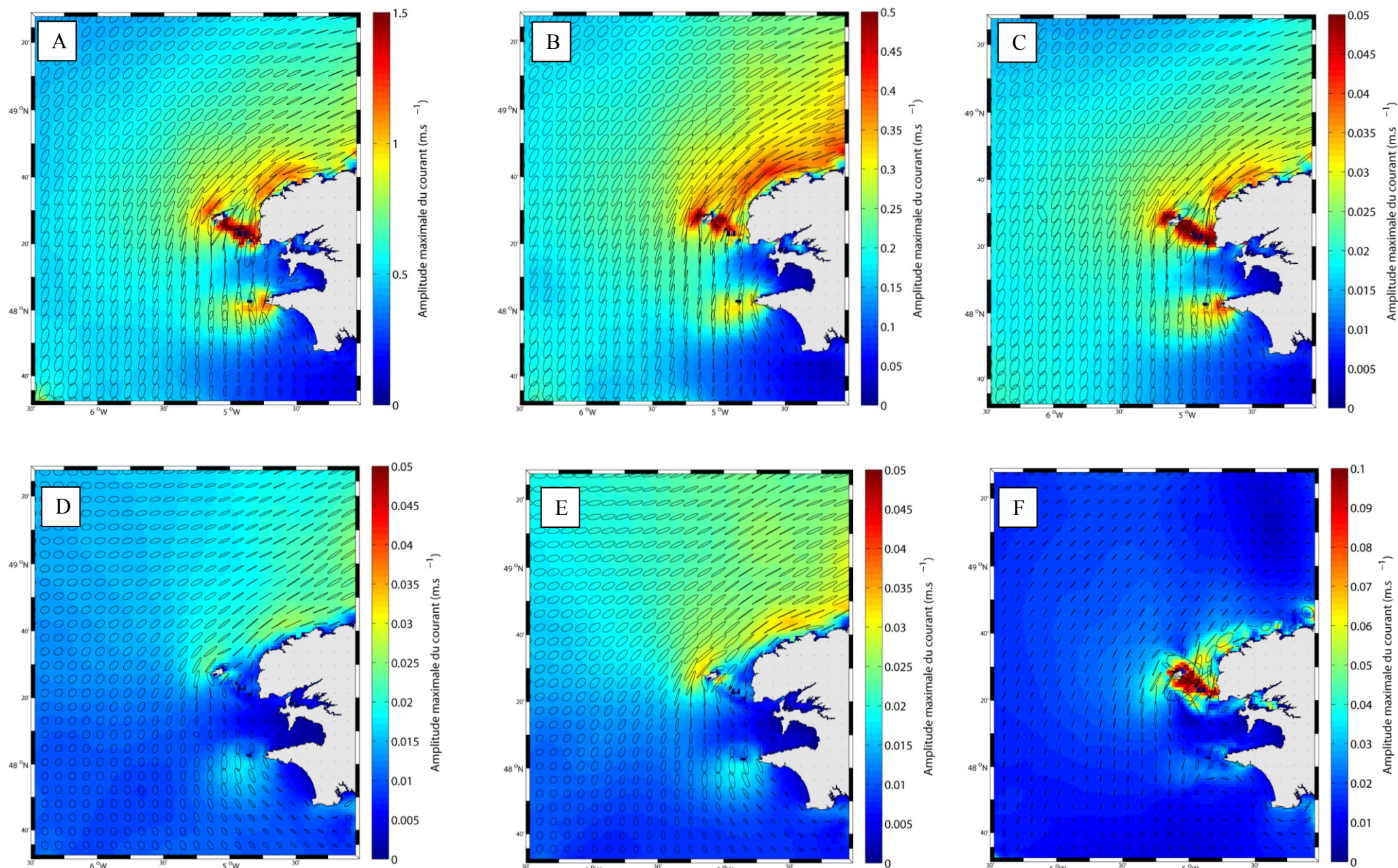


Figure 3.8 : Amplitude maximale du courant (m.s-1) (fond) et ellipses de courants de marée moyens sur l'année 2007 (une tous les 5 points de grille) associées aux harmoniques M2 (A), S2 (B), N2 (C), O1 (D), K1 (E) et M4 (F) (l'échelle varie d'une figure à l'autre ; la taille des ellipses est proportionnelle à l'échelle de courants utilisée sur chaque figure)

L'onde de marée se déplace sur la mer d'Iroise du sud vers le nord. L'amplitude de l'élévation de la surface libre est la plus forte dans la partie Nord Est du domaine d'étude (fig. 3.7), le long de la côte Nord du Finistère plus particulièrement, en accord avec les données de Obaton (1996) présentées sur la figure 2.3. La part de l'onde principale, M2 (fig. 3.7,a), constitue la majeure partie du signal puisqu'elle représente un maximum de 3m d'amplitude, atteint dans la partie Nord Est de la mer d'Iroise, soit un marnage associé de 6 mètres. L'amplitude associée à cette même onde M2 est deux fois moins importante dans les régions centrale et sud de la zone (1.6 mètres).

L'onde S2 (3.7, b) joue quant à elle un rôle secondaire avec une amplitude de 1.1 mètres dans la partie Nord Est du domaine et 0.5 m ailleurs. Les harmoniques N2, O1, K1 et M4 (3.7, c à f) sont largement moins importantes que les deux précédentes avec une amplitude qui ne dépasse pas 0.1 m en moyenne sur l'année, soit dix fois moins que celle de l'onde S2. Toutes ont une amplitude plus marquée dans la partie Nord Est que dans le reste du domaine.

La figure 3.8 montre les ellipses de courants de marée associées à chacune des 5 ondes principales. De façon générale, les courants de marée sont orientés vers le nord dans la partie sud du domaine et vers le Nord Est dans la partie Nord – Nord Est. Les courants les plus importants sont observés pour l'onde principale, semi-diurne M2 (3.8, a), avec des vitesses dépassant 1 m.s^{-1} au niveau du chenal du Four, dans le Fromveur, dans le raz de Sein et le long de la côte Nord. Les deux autres ondes semi-diurnes S2 et N2 (3.8, b et c) entraînent des courants de l'ordre de 0.5 et 0.05 m.s^{-1} , respectivement, dans ces mêmes zones fortement dynamiques. Les ondes diurnes O1 et K1 (fig. 3.8, d et e) ne présentent quant à elles pas de courants maximum dans les passages étroits mais présentent des vitesses maximales de l'ordre de 2 à 3 cm.s^{-1} , ce qui est faible devant les courants générés par l'onde M2. Enfin, l'onde quart-diurne M4 (f), souvent non prise en compte dans les atlas de marée à plus grande échelle, est pourtant responsable de courants supérieurs à 0.1 m.s^{-1} dans la zone située entre la côte et l'île d'Ouessant (Four et Fromveur), ce qui en fait la troisième harmonique derrière M2 et S2 par ordre d'importance pour la dynamique dans la zone, ce qui souligne l'intérêt que l'on peut avoir à la prendre en compte dans les modèles régionaux. Dans cette zone du Fromveur et plus au sud, en face de la presqu'île de Crozon, les courants de marée sont non tournants mais à renversement périodique orienté nord-sud (ellipses de courants sous forme d'un trait et non ellipsoïdale).

A partir de ces données d'amplitude, de phase et d'orientation des courants, le modèle va ensuite recalculer, aux frontières latérales du domaine les vitesses barotropes zonale \bar{u} et méridienne \bar{v} et la surface libre ζ inhérentes au signal de marée à chaque pas de temps de la simulation.

3.1.2 Simulation hydrodynamique en mer d'Iroise

3.1.2.1 Aspects informatiques

Les simulations qui ont été mises en place à l'aide du modèle ROMS-AGRIF dans le cadre de mon travail de thèse ont été réalisées sur le calculateur CAPARMOR ('CALcul PARallèle Mutualisé pour l'Océanographie et la Recherche'), situé au Pôle de Calcul Intensif pour la mer qui se trouve sur le site IFREMER de Brest.

Le calcul a été parallélisé à l'aide du protocole MPI ('Message Passing Interface') qui repose sur une distribution de la mémoire allouée aux différents nœuds de calcul avec une séparation spatiale de la grille du modèle sur les nœuds. Les calculs ont été appliqués sur 96 et 160 processus MPI afin d'optimiser le temps de calcul, particulièrement important du fait du nombre important de traceurs biogéochimiques pris en compte dans nos simulations (cf. §2.2.2). On peut noter ici le fait qu'il serait intéressant, pour des raisons d'optimisation du temps de calcul, de mettre en place une parallélisation du calcul sur les traceurs advectés au lieu de le faire sur la grille. Bien que ceci n'ait pas pu être fait durant ma thèse pour des contraintes de temps, une des perspectives techniques de ce type de modélisation très couteuse en ressources informatiques pourrait porter sur la mise en place de ce type de parallélisation.

La construction de la grille du modèle et des fichiers de forçages pour ROMS-AGRIF est rendue facile grâce à l'existence d'outils de pré- et post-processing compilés dans la ROMS-TOOLS (Penven *et al.*, 2007). Ces scripts, écrits pour matlab, ont été adaptés pour le type de forçages aux frontières choisi (sorties de modèle de plus grande emprise) et pour la prise en compte des apports fluviaux avec une résolution temporelle mensuelle.

Il a été choisi de simuler une année réaliste de la circulation en mer d'Iroise pour laquelle l'ensemble des forçages étaient disponibles et qui représente une année 'type' des conditions climatiques dans la région. Le choix s'est alors porté sur l'année 2007 mais les résultats obtenus avec une année 2008 ou 2009 sont qualitativement identiques (non montré ici). La fréquence temporelle des sorties est de 5 jours (moyennes centrées sur 5 jours).

3.1.2.2 Résultats de la configuration physique en mer d'Iroise et validation

a Courantologie

La circulation en mer d'Iroise a été étudiée en détails lors d'une précédente étude de modélisation,

présentée dans le chapitre 3 de la thèse de Gildas Cambon (Cambon, 2008) et ne sera pas détaillée ici. Cependant, le transport advectif étant déterminant dans la définition de la structure verticale (couche mélangée) et dans la répartition des traceurs biogéochimiques, il convient de rappeler ici brièvement les principales caractéristiques de cette circulation. De plus, les forçages atmosphériques, le forçage en marée et les conditions aux frontières ouvertes qui sont utilisés pour contraindre la solution numérique dans le cadre de cette étude diffèrent largement de ceux de l'étude précédente. Une comparaison entre les champs de courant simulés et ceux obtenus antérieurement permet donc d'évaluer la robustesse des résultats du modèle.

La figure 3.9 met en évidence la circulation de surface dans la zone au printemps (mars, fig. 3.9, A et D) et en été (juillet et septembre (B, C, E et F)).(noter qu'il s'agit de courants mensuels moyens, intégrés sur une période de 30 jours, qui ne tiennent donc pas compte du cycle de marée (i.e. : courants résiduels).

On peut remarquer la présence de régions fortement énergétiques dans les passages étroits que sont le chenal du Fromveur ou encore le raz de Sein avec des courants qui dépassent 50 cm.s^{-1} . La circulation autour de l'île d'Ouessant et de celle de Sein se fait dans le sens anticyclonique.

Cette circulation côtière, dans les zones peu profondes du domaine d'étude (fig. 3.9 : A à C) varie peu au cours de l'année. Il s'agit d'une résultante des courants résiduels de marée (processus non linéaires de rectification de la marée lors de son interaction avec la bathymétrie) (et dans une moindre mesure de l'action du vent sur la surface de l'eau durant l'été (Cambon, 2008)). Ces zones fortement dynamiques, très peu profondes et avec une pente bathymétrique importante (entre les îles et la côte) sont des zones de forte dissipation de l'énergie tidale le long du plateau continental.

La côte Nord (côte des Abers) est également le siège de courants relativement importants dirigés vers le Nord Est.

Dans le reste de la mer d'Iroise (au large), les courants s'intensifient durant la période estivale (D-E), principalement dans la partie sud du domaine (en dessous de $48^{\circ}30'N$). En effet, inférieurs à 5 cm.s^{-1} en hiver (Mars), ils dépassent 10 cm.s^{-1} en moyenne sur le mois de juillet. Cette intensification durant l'été correspond à la période durant laquelle le front d'Ouessant est en place et les forts courants qui en découlent sont générés par les instabilités géostrophiques, au niveau des forts gradients de densité de la zone frontale. Les courants de densité sont orientés vers le sud en surface (fig. 3.9, E et F) et vers la Nord au niveau de la thermocline (thèse G.Cambon ; fig. 3.10).

Le déplacement des masses d'eau au large se fait du Nord vers le Sud alors qu'il est orienté vers le Nord- Nord Est dans les régions proches de la côte, ce qui induit une circulation cyclonique au niveau régional. Dans la partie Nord Est (le long de la côte Nord), nous pouvons voir apparaître au

mois de septembre une structure cyclonique (fig 3.9, F).

Durant la période où le front est particulièrement actif (de juin à septembre), les gradients de densité importants sont à l'origine de courants géostrophiques intenses à l'intérieur de la colonne d'eau (fig. 3.10). Ainsi, au niveau de la thermocline, les courants de densité orientés vers le Nord sont de l'ordre de 3 à 4 cm.s^{-1} . En surface, ces courants sont encore plus forts (au-delà de 5 cm.s^{-1} au mois de juillet (fig. 3.10, B)) et sont par contre orientés vers le sud en raison du gradient de densité zonal positif (G.Cambon, 2008, non présenté ici).

De façon générale, bien que le type de forçage utilisé soit différent, nos résultats sont en accord avec les observations de G.Cambon (2008).

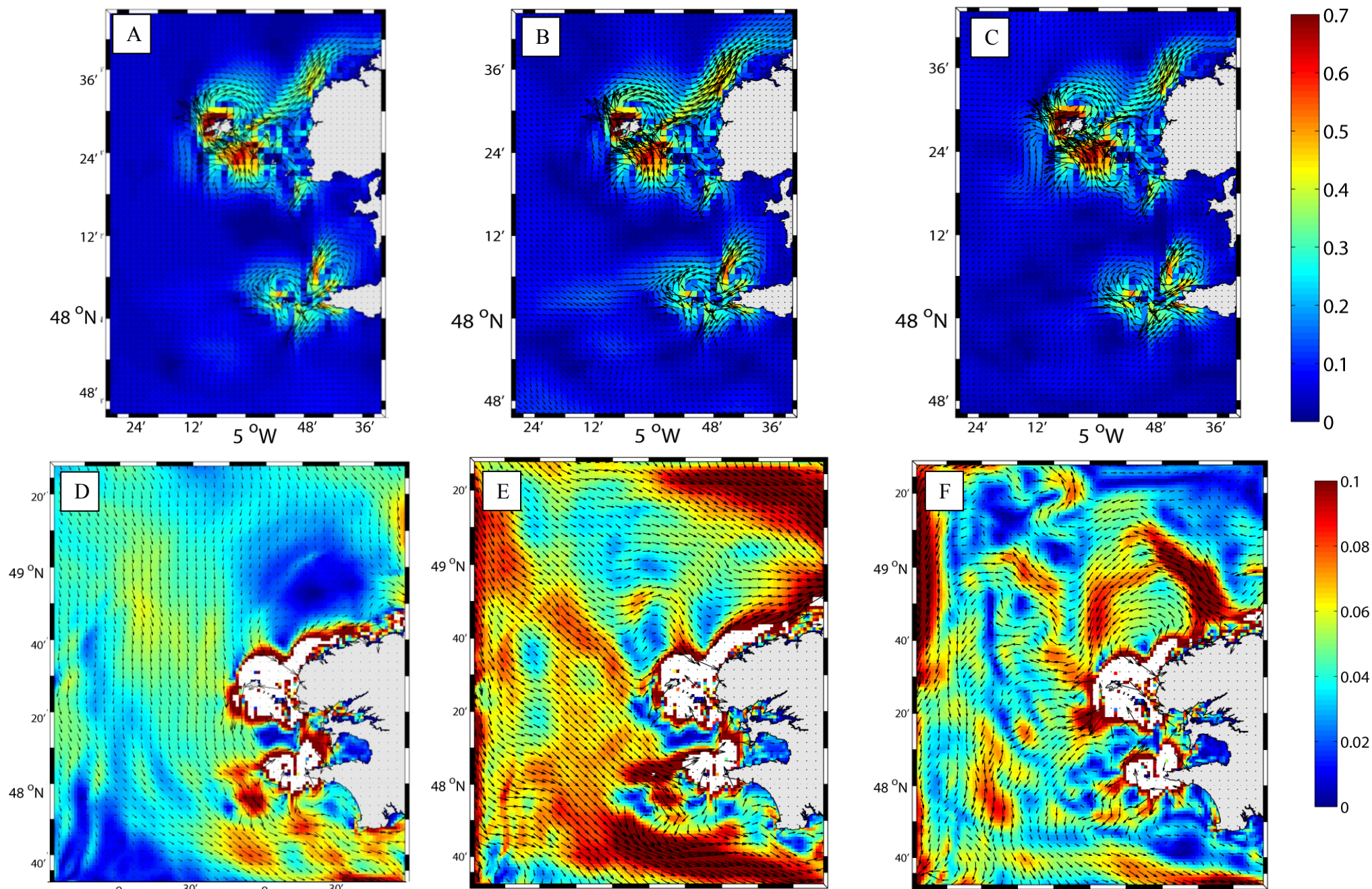


Figure 3.9 : Courants moyens de surface (m.s^{-1}) au mois de mars (A et D), juillet (B et E) et septembre (C et F). Les figures A, B et C présentent un zoom sur la partie côtière du domaine d'étude où les courants sont maximaux. Les figures D, D et F présentent la circulation au large, les zones dans lesquelles la vitesse dépasse 0.15 m.s^{-1} sont masquées

b Hydrologie

En mer d'Iroise, les variations temporelles de l'épaisseur de la couche mélangée (de surface) et la stratification sont principalement gouvernées : à l'échelle saisonnière, par le signal saisonnier des flux de chaleur incidents d'une part et, à l'échelle journalière, par le cycle de marée (vives eaux/mortes eaux) d'autre part (cet aspect sera détaillé dans la partie 2-1-2-2-4).

Dans cette partie, nous allons nous intéresser à la structure en température, qui représente le facteur principal des gradients de densité dans la zone.

Parfaitement homogène sur la verticale durant l'hiver et jusqu'au mois de mai (fig. 3.13, A), la colonne d'eau se stratifie sous l'effet du réchauffement durant la période estivale dans les zones pour lesquelles la profondeur permet une déconnexion entre la couche de mélange de surface et celle de fond, qui, en revanche, se chevauchent dans les zones peu profondes où les courants de marée induisent une homogénéisation de la colonne d'eau.

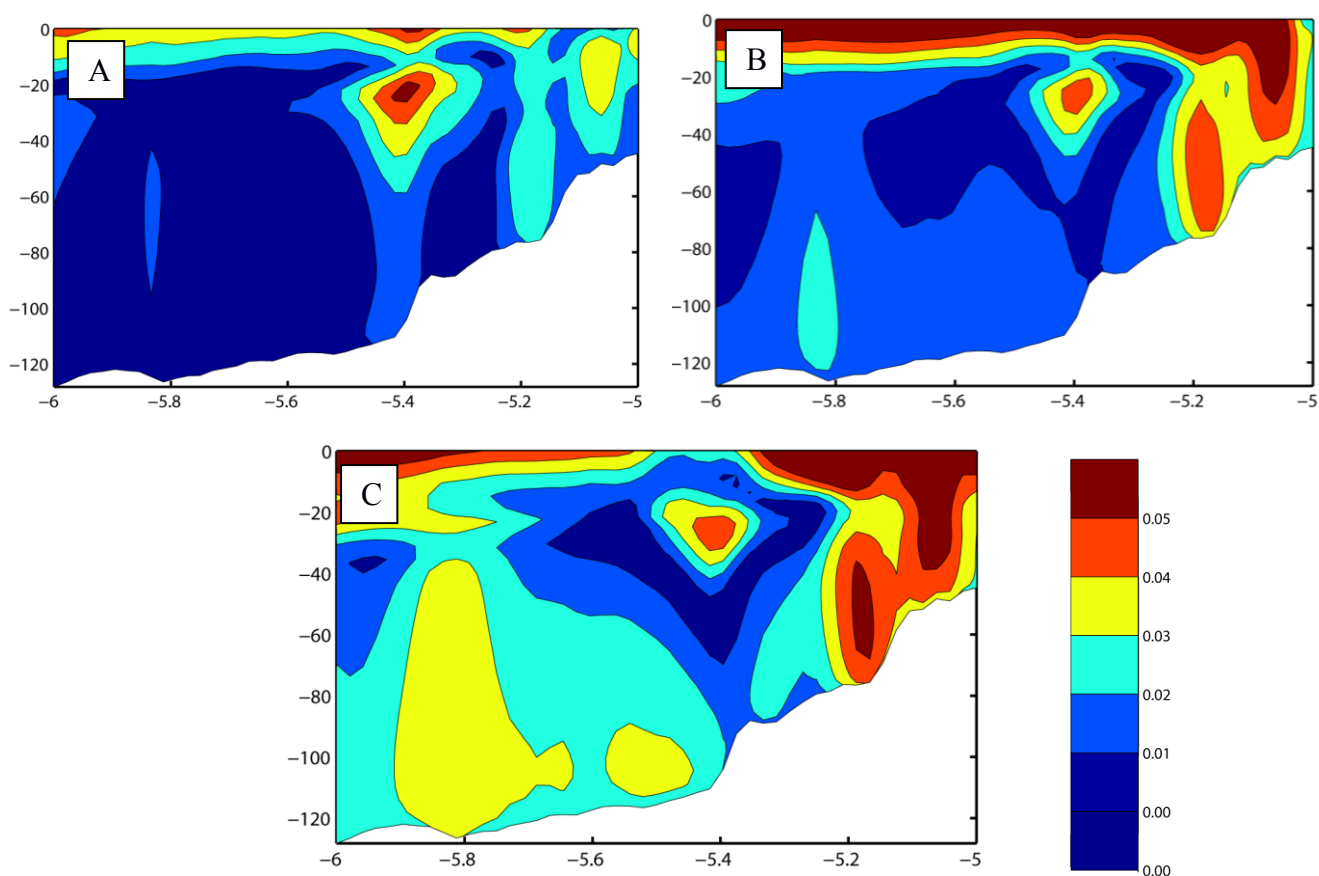


Figure 3.10 : Sections zonales du courant mensuel moyen (m.s^{-1}) en fonction de la profondeur en 48° Nord et entre -6 et -5°W pour les mois de juin (A), juillet (B) et août (C)

La figure 3.11 représente le cycle saisonnier de la température de surface (SST) durant l'année 2007. La SST simulée par le modèle est correctement représentative de celle mesurée par le satellite. Le réchauffement significatif de l'eau de surface a lieu à partir du début du mois de juin 2007 (14.5-15°C). Le maximum de température est atteint au large au mois d'août (18°C). Dans la zone côtière mélangée, la SST de surface est plus faible (~15°C) du fait du mélange induit par la marée (fig. 3.11 et 3.12). Le modèle surestime légèrement la température dans la zone côtière (> 15°C par rapport aux données satellite).

Les valeurs minimales sont observées autour des îles de Sein et Ouessant et les températures de surface restent élevées en rade de Brest et baie de Douarnenez où la stratification a lieu (cf. §1 de ce chapitre). La position du front de marée d'Ouessant (entre -5.4 et -5.2°W) semble correctement approximée par le modèle.

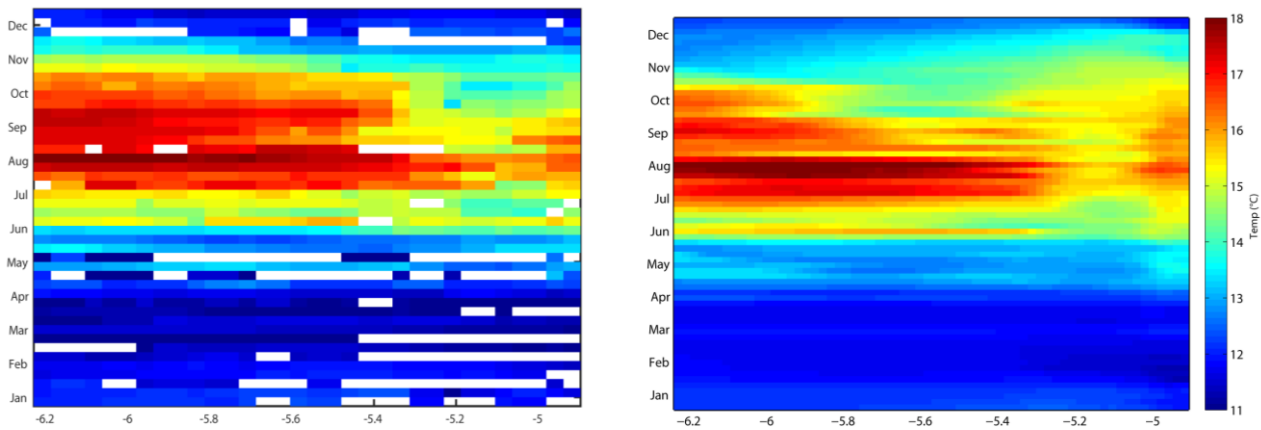


Figure 3.11 : Diagramme de Hovmöller de la température au cours de l'année 2007 le long d'une section zonale en 48°08'N (fig. 3.12) mesurée par le satellite MODIS aqua (L3, 4 km) à gauche et simulée par le modèle à droite

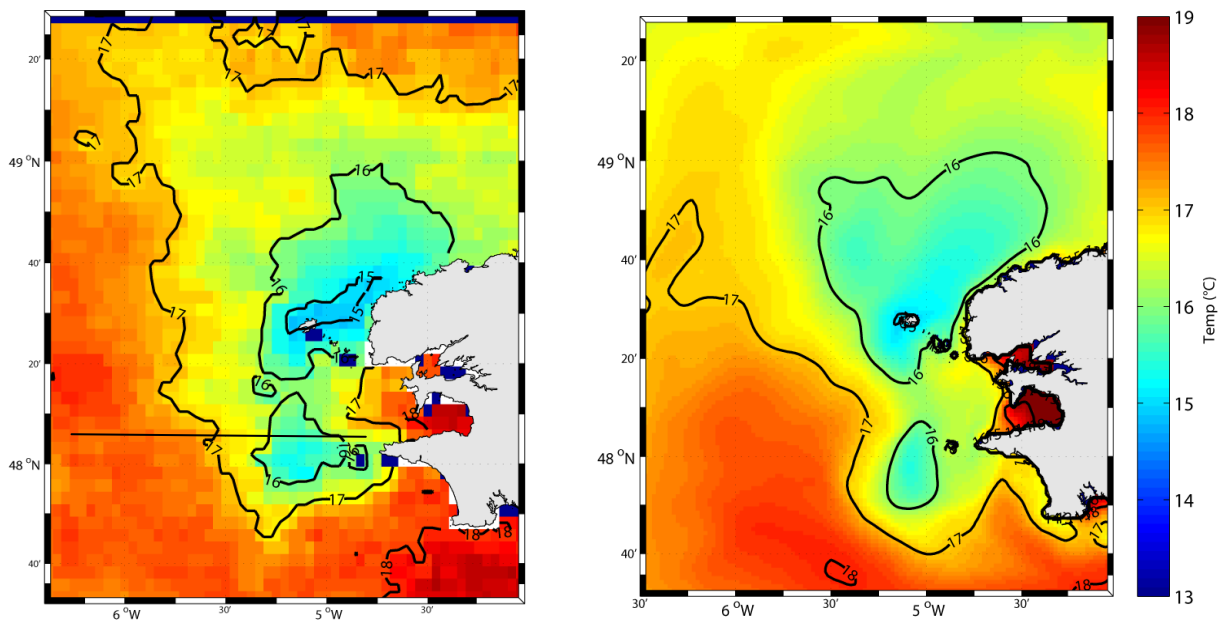


Figure 3.12 : Température moyenne de surface entre le 10 et le 15 août 2007 mesurée par le satellite MODIS aqua (L3, 4 km) à gauche et simulée par le modèle à droite

La structure verticale du profil de température est mise en évidence sur les figures 3.13 (section en 48°08'N) et 3.14 (stations). A partir du mois de juin, la mise en place de la thermocline à l'ouest du front se fait de façon progressive avec un approfondissement de celle-ci qui s'étale sur quelques semaines entre les mois de juin (~20 mètres) et d'août (25-30 mètres) puis la déstratification a lieu à partir de la fin du mois d'août sous l'effet du vent et du mélange turbulent. La comparaison des résultats de modélisation aux données in situ met en évidence un comportement qualitativement correct du modèle, avec cependant un léger biais chaud (~1.5°C) du modèle dans la zone côtière au mois de juin (campagne PSEUTEC, 2011; fig. 3.13, B). En ce qui concerne le mois de septembre, la comparaison des sorties du modèle aux données de la campagne FroMVar le long de la section cross-frontale 48°08'N (fig. 3.13, E et 3.14) souligne une thermocline trop peu profonde dans le modèle à l'Ouest du front (station 1), qui se trouve autour de 18 m dans le modèle, 25 m dans les données, et globalement une légère surestimation de la température en dessous de la thermocline au large. La température de la colonne d'eau homogène (~14,8°C) à l'est du front (-5°07'W) est en revanche correctement corrélée entre les données et le modèle. La position de front semble également convenablement représentée par le modèle (-5°15'W).

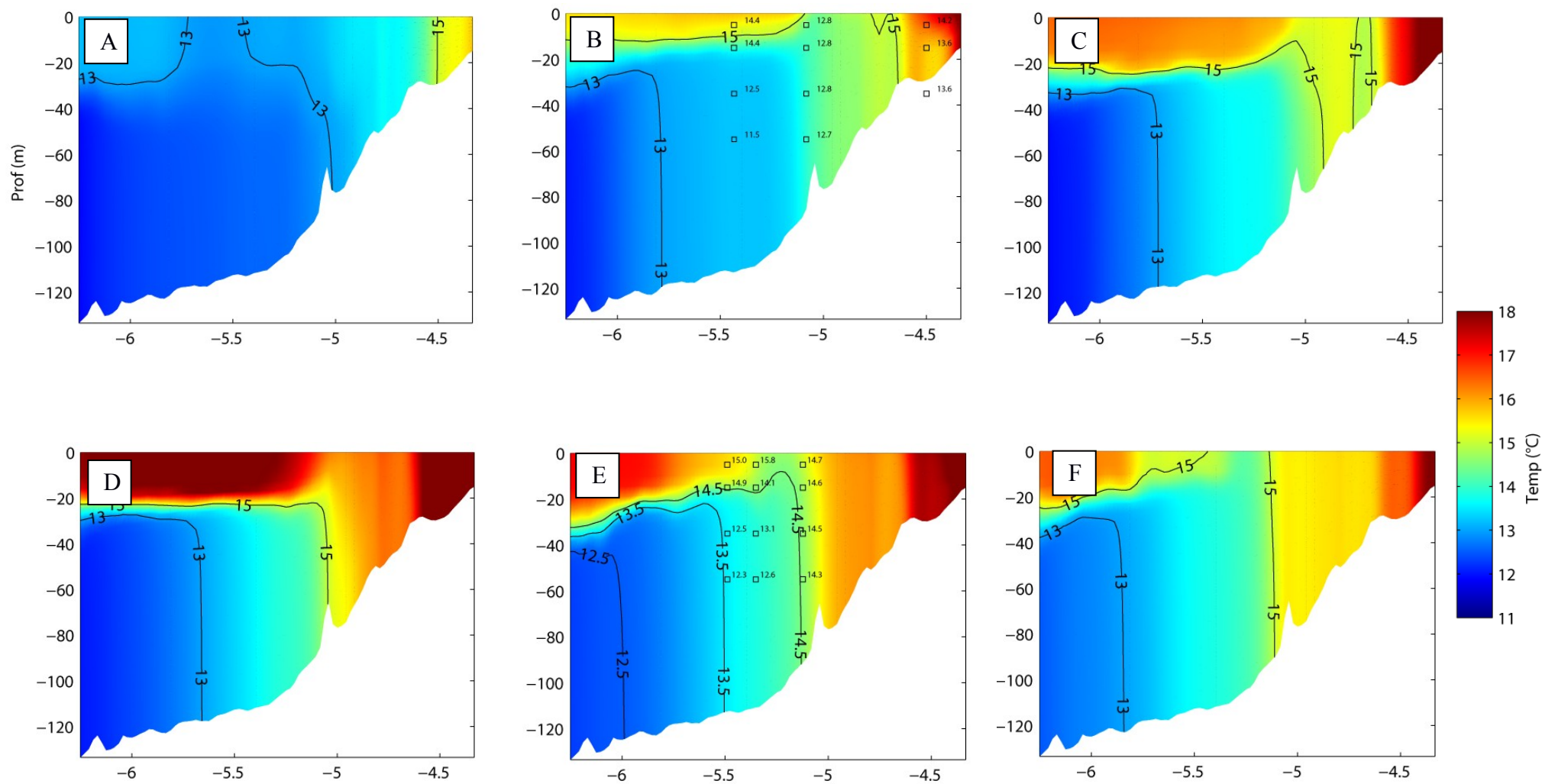


Figure 3.13 : Profils verticaux de la température simulée par le modèle le long de la section zonale 48°08'N (fig. 2.25) entre les 10 et 15 mai (A), juin (B), juillet (C), août (D), septembre (E) et octobre (F). B : données in situ mesurées durant la campagne PSEUTEC (14 juin 2011) aux stations S14 (-5°26'W ;48°.08 'N), S15 (-5°05'W ;48°08'N) et S17 (-4°30'W ;48°08'N) à 5, 15, 35 et 55 m. E : données in situ mesurées durant la campagne FROMVAR (13-14 juin 2007) aux stations S1 (-5°29'W,48°08'N), S5 (-5°21'W,48°08'N) et S16 (-5°07'W ;48°08'N) à 5, 15, 35 et 55 m

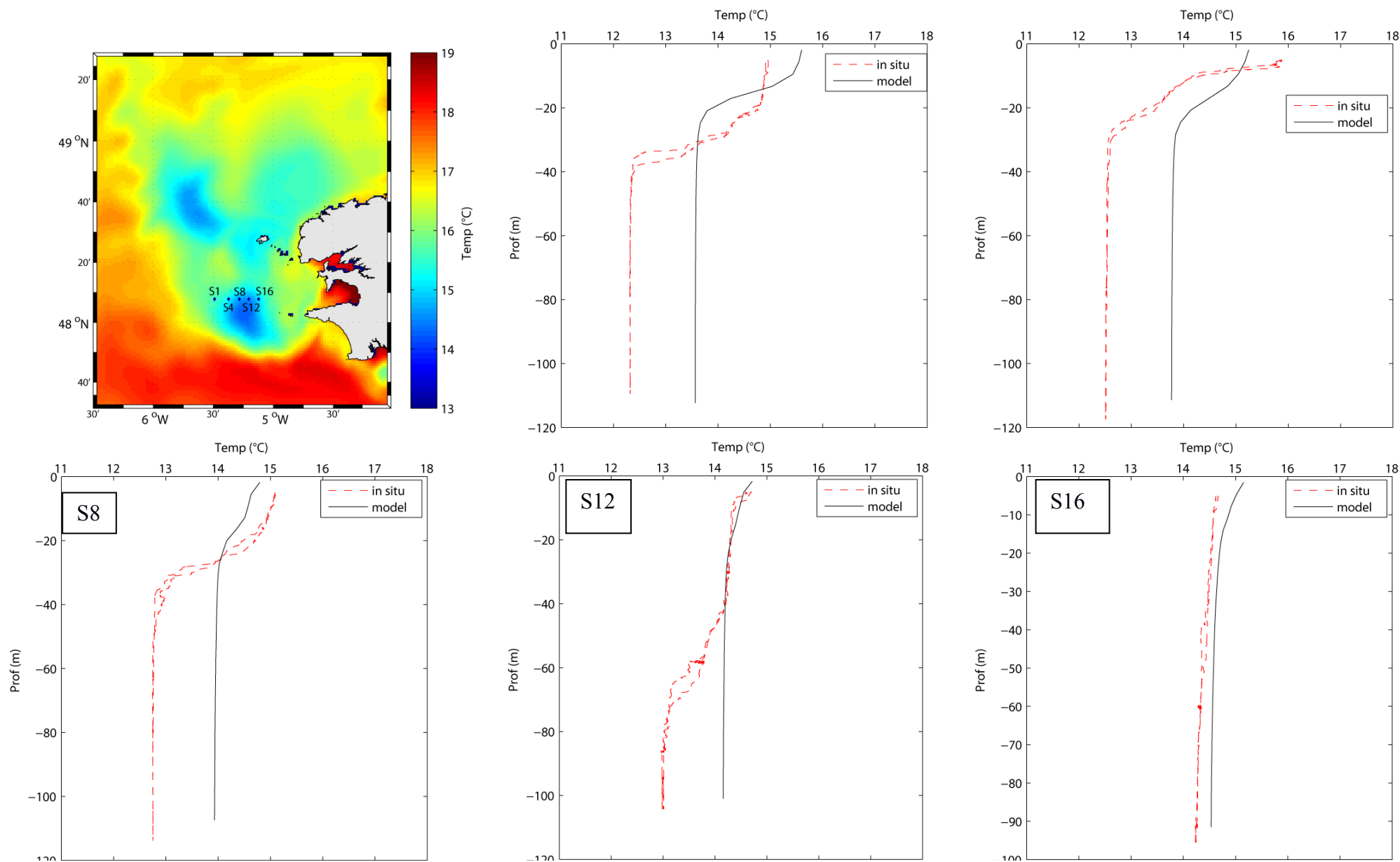


Figure 3.14 : Profils verticaux de température aux stations FROMVAR (13-14 juin 2007) : S1 (-5°29'W ;48°08'N), S4 (-5°22' ;48°08'N), S8 (-5°17' ;48°08'N), S12 (-5°12' ;48°08'N) et S16 (-5°07'W ;48°08'N) : courbe noir : modèle, courbe rouge en pointillés : mesures *in situ* 87

c Cycle saisonnier et position du front de marée d'Ouessant

La variabilité saisonnière de la couche mélangée et l'interaction entre la courantologie et la bathymétrie en mer d'Iroise permettent de mettre en évidence plusieurs régimes hydrodynamiques avec des comportements propres et dont la dynamique est susceptible d'avoir un effet sur les cycles biogéochimiques et la composition des communautés phytoplanctoniques.

Pour quantifier le 'degré de stratification' de la colonne d'eau en un point donné du domaine d'étude, il est possible d'utiliser un critère de stratification, représenté par le paramètre S qui exprime un gradient de densité entre la surface et le fond et est calculé de la manière suivante (thèse G.Cambon) :

$$S = \frac{|\rho(fond) - \rho(surface)|}{Z} \text{ (kg.m}^{-4}\text{)}$$

Où ρ est la densité de l'eau et z la profondeur de la colonne d'eau.

Ce critère prend alors une valeur maximale lorsque la colonne d'eau est stratifiée et tend vers 0 lorsque celle-ci est parfaitement homogène. La figure 3.15 représente l'amplitude (différence entre les valeurs minimum et maximum sur l'année) et la valeur maximale de ce gradient sur l'année 2007. Un seuil arbitraire S_{cr} (défini à partir de la température de surface simulée au mois de juin-juillet par le modèle) située entre 0.008 et 0.01 kg.m⁻⁴ permet de positionner la zone de transition entre le régime homogène $S < S_{cr}$ et le régime stratifié ($S > S_{cr}$). Cette zone de transition où $S=S_{cr}$ correspond donc approximativement à la position du front d'Ouessant.

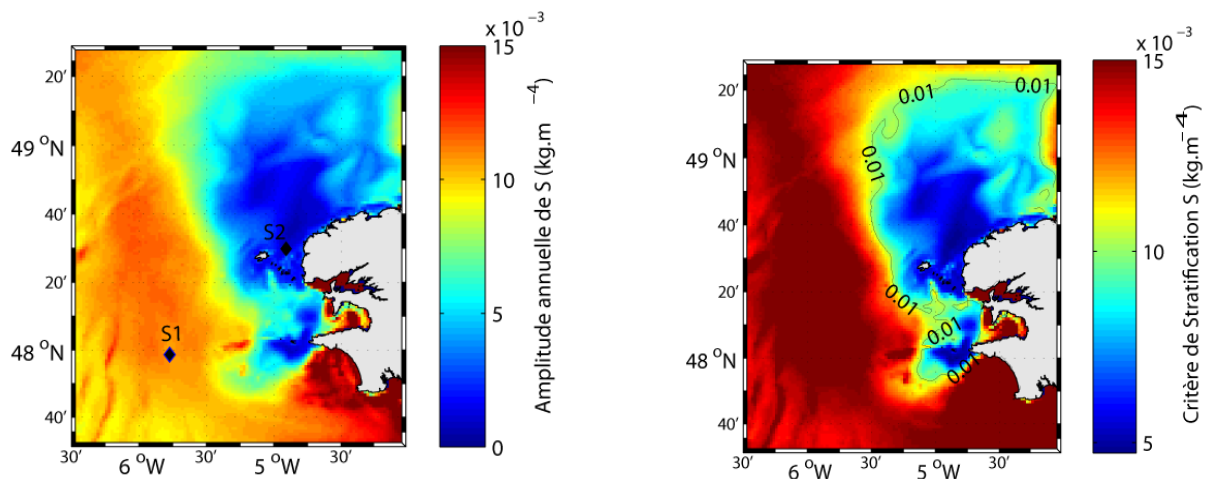


Figure 3.15 : Amplitude (gauche) et valeur maximale du gradient de stratification S au cours de l'année 2007

A l'aide de ce critère S, il est possible de distinguer deux régimes dynamiques :

- Régime stratifié saisonnièrement :

Situé à l'Ouest de la zone de formation du front estival, ce premier régime est caractérisé par un signal saisonnier marqué (fig. 3.16, S1) avec une couche mélangée qui passe de ~100 mètres en hiver à 25-30 mètres en période estivale de stratification intense. Comme souligné précédemment, la stratification dans cette partie offshore de la mer d'Iroise démarre à partir de la fin du mois d'avril, par l'Ouest et atteint son maximum au début du mois d'août, période à laquelle le gradient de densité S atteint sa valeur maximale de $1.4 \cdot 10^{-3} \text{ kg.m}^{-4}$ (fig. 3.16).

- Régime homogène :

Ce second régime présente en revanche très peu de variabilité à l'échelle d'un cycle saisonnier : la profondeur de la couche mélangée varie très faiblement au cours du temps : elle passe de 60 mètres (l'équivalent de la totalité de la colonne d'eau) en hiver à 40-50 mètres durant l'été pour la station S2 qui se trouve entre la côte et l'île d'Ouessant. Cette faible variation ne permet pas de déconnexion entre la couche mélangée de surface et la couche limite de fond, cette région est donc parfaitement mélangée toute l'année, le gradient de densité entre la surface et le fond est alors proche de 0 (fig. 3.16).

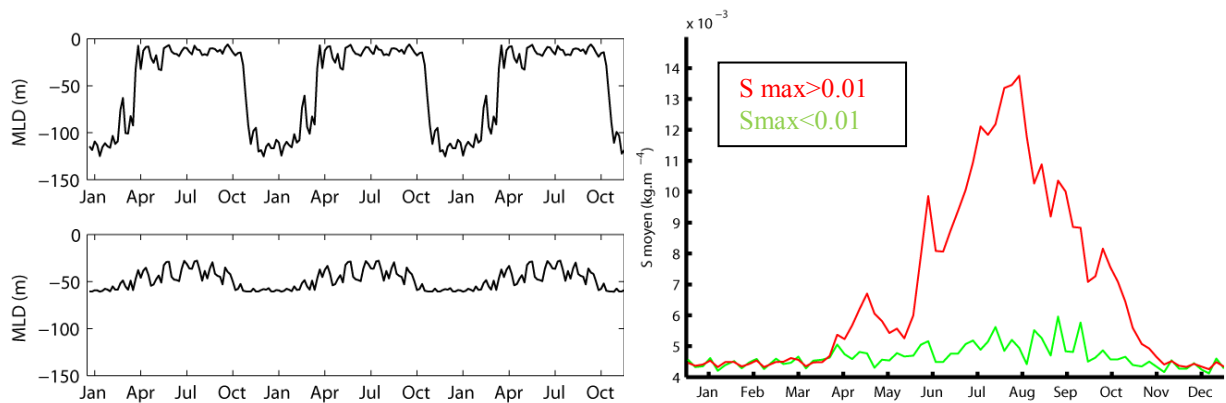


Figure 3.16 : Cycle saisonnier de la couche mélangée de surface aux stations S1 (haut) et S2 (bas) (fig. 3.15) (gauche) et évolution temporelle de la valeur moyenne de S sur la zone $S_{max} > 0.01$ (rouge) et $S_{max} < 0.01$ (vert) au cours de l'année 2007

A l'interface entre ces deux régions, on peut définir un troisième régime, constitué du front de marée, qui représente un environnement fortement dynamique caractérisé. Présent entre mai et octobre, le front est une structure instable dont la position varie en fonction des conditions atmosphériques et du cycle de marée. Ainsi, comme la stratification océanique démarre par l'Ouest et s'intensifie vers l'Est au cours du temps, la position de la zone frontale se rapproche donc de la côte et atteint sa position la plus orientale au mois d'août (fig. 3.17) avant une relaxation du front qui se fait à partir de la zone côtière et pousse à nouveau la zone frontale vers le large.

Ce résultat est totalement en accord avec les analyses de G.Cambon (Thèse G.Cambon ; 2008, chap 5, fig.5.4). De la même manière que pour l'étude précédente, réalisée sur l'année 2003, l'étendue de la zone de variation de la position frontale dans notre simulation de l'année 2007 est plus importante dans la partie Nord de la mer d'Iroise.

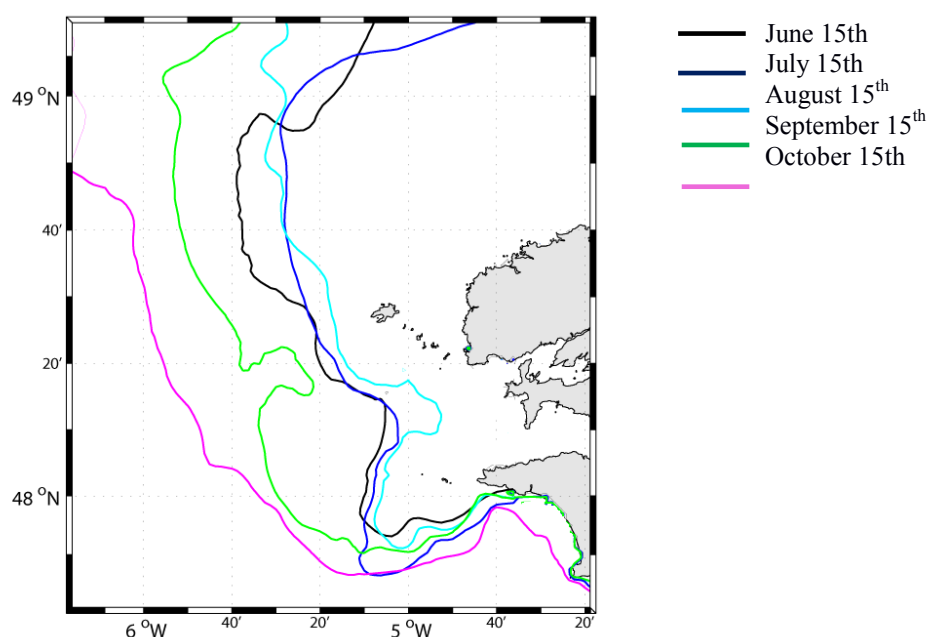


Figure 3.17 : Position du front de marée d’Ouessant ($S=0.008$) à différentes dates de la période estivale

d Cycle de marée mortes eaux/vives eaux

Le second facteur de variation de la couche mélangée en mer d’Iroise intervient, contrairement au flux solaire en milieu océanique, dans les régions côtières peu profondes et au niveau de la zone d’interface (front d’Ouessant). Ainsi, la forme des isopycnes varie au cours d’un cycle de marée : elle passe d’une structure totalement verticale avec un gradient zonal de température très marqué en vives eaux (VE) à une pente moins forte et une zone de transition plus étendue au niveau de la température en mortes eaux (ME). Le modèle utilisé est capable de représenter correctement cette caractéristique de relaxation du front en ME (fig. 3.18), en accord avec les observations faites durant la campagne FROMVAR de septembre 2009 (Landeira *et al.*, 2014).

La turbulence (TKE) et la diffusion diapycnale sont également plus marquées en périodes de VE (Landeira *et al.*, 2014). Une baisse des intensités de courants méridiens est surtout observée au niveau de la pycnocline et en dessous lors du passage d’une marée de vives eaux (14 septembre 2007) à une marée de mortes eaux (22 septembre 2007) dans le modèle.

Ces caractéristiques sont susceptibles de modifier les communautés phytoplanctoniques au niveau de la zone frontale lors d’un cycle de marée par des apports plus importants en nutriments via un mélange favorable mais une limitation plus forte par la lumière due à la

turbidité en vives eaux. Au niveau de la zone homogène côtière, des différences peuvent également opérées par une restratification ponctuelle et une stabilisation de la colonne d'eau durant les périodes de mortes eaux (combinées à de faibles intensités de vents) pendant lesquelles la limitation en lumière disparaît dans la couche de surface à l'avantage des espèces à faible affinité pour la lumière (de type diatomées) (Maguer *et al.*, 2014), habituellement fortement limitées dans cette zone côtière turbide (L'Helguen *et al.*, 1996).

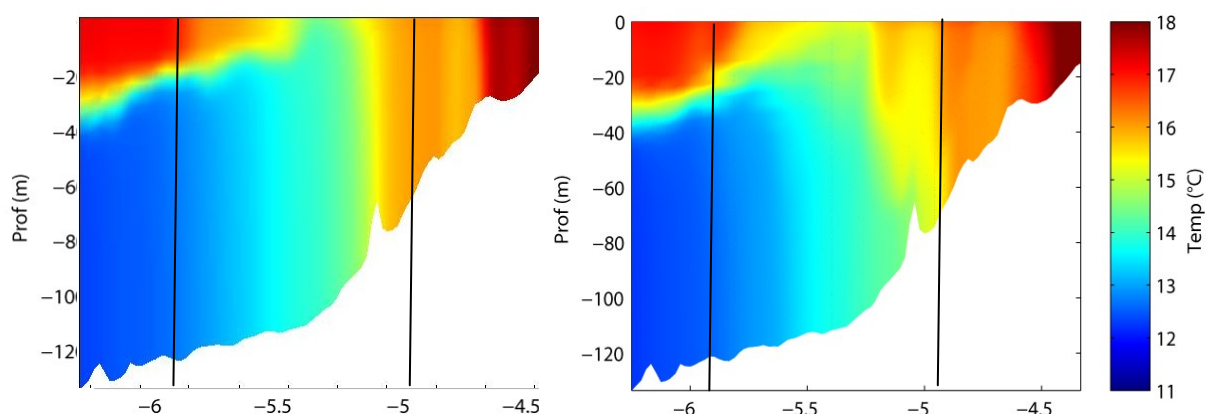


Figure 3.18 : Profils verticaux de la température simulée par le modèle le long de la section zonale 48°08'N (fig. 3.12) lors d'une marée de vives eaux le 14 septembre 2007 (gauche) et lors d'une marée de mortes eaux le 22 septembre 2007 (droite) (moyennes journalières). Les lignes noires représentent les limites Est et Ouest de la section de courants en figure 3.19

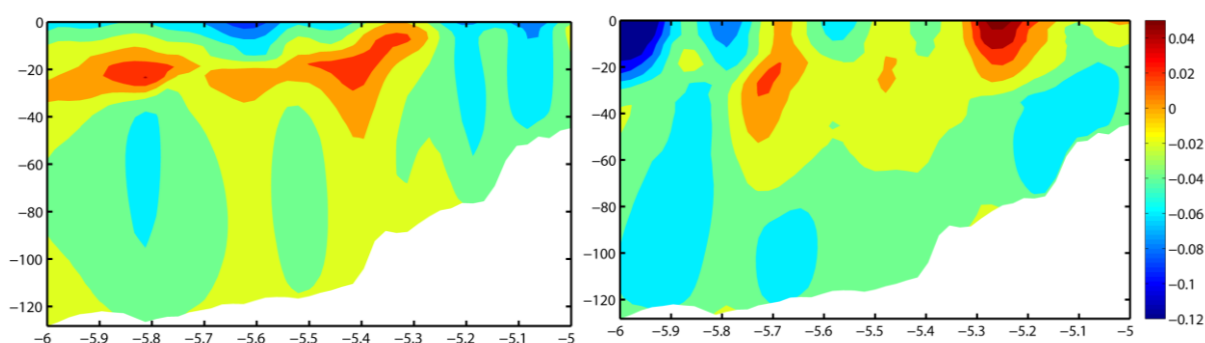


Figure 3.19 : Sections zonales du courant méridien journalier moyen (+ : vers le Nord, - : vers le Sud) simulé par le modèle en fonction de la profondeur en 48°08' Nord et entre -6 et -5°W le 14 septembre 2007 (VE) et le 22 septembre 2007 (ME)

3.2 Le modèle de diversité planctonique

Le modèle biogéochimique qui a été utilisé pour décrire la dynamique des communautés phytoplanctoniques est un modèle de type ‘Everything is Everywhere’ qui est basé sur le modèle de Follows *et al.*, 2007 (connu également sous le nom de ‘DARWIN model’). J’ai réalisé durant ma thèse le couplage entre ce modèle et la version 3 du code ROMS-AGRIF. Ce couplage a nécessité un important travail de codage pour :

- adapter le code du modèle biogéochimique en FORTRAN 77
- ajouter un nouveau module biologique dans ROMS (gestion des tableaux, variables, indices etc.,)
- gérer les entrées/sorties et les écritures dans les fichiers de sorties (formats netcdf et texte)
- établir des diagnostics *online* nécessaires à l’interprétation des résultats du modèle de diversité

3.2.1 Présentation générale

Le modèle DARWIN est un modèle classique de type NPZD (fig. 3.20) qui présente la particularité de prendre en compte un très grand nombre de variables phytoplanctoniques (cf. chap1, 2-2), ce qui permet, sous l’effet de la compétition pour la ressource, une sélection par les conditions environnementales de la composition des communautés phytoplanctoniques. Ces différents phénotypes phytoplanctoniques simulés appartiennent à deux classes de taille : le nano/microphytoplancton ($\sim 10\ \mu\text{m}$) et le picoplancton ($\sim 1\ \mu\text{m}$). La diversité fonctionnelle au sein du plancton autotrophe est ensuite matérialisée par quatre groupes fonctionnels (fig. 3.20) dont deux groupes de phytoplancton de grande taille (nano/micro) :

- les diatomées (qui ont un rôle dans le cycle du silicium)
- les organismes non siliceux, principalement des dinoflagellés et des nanoflagellés

et deux groupes picoplanctoniques :

- le groupe *Prochlorococcus* qui regroupe les organismes qui n'ont pas besoin des formes oxydés de l'azote (NO₃ et parfois NO₂ pour une partie d'entre eux) pour leur croissance
- les autres organismes picoplanctoniques indifféremment eucaryotes ou procaryotes (cyanobactéries de type *Synechococcus*)

Il a été choisi de représenter 120 variables phytoplanctoniques afin de s'assurer de la robustesse des résultats obtenus. Follows *et al.*, 2007 ont montré que les propriétés émergentes que sont la production primaire totale et les champs de nutriments étaient robustes pour différents tirages stochastiques sur un ensemble de 10 simulations à partir d'un nombre minimal de 30 types phytoplanctoniques. Leur étude s'appuie en fait sur 78 types phytoplanctoniques et sur un ensemble de 10 simulations d'une durée de 10 ans.

Notre choix de 120 espèces se base sur la volonté d'augmenter le nombre de variables phytoplanctonique initial dans une même simulation plutôt que d'accroître le nombre de répétition (i.e différents tirages) afin de maximiser le nombre de stratégies adaptatives en compétition dans le système dans un souci de comparaison à une situation la plus proche possible de la réalité (un nombre important d'espèces présentes simultanément dans le système et en compétition pour la ressource). Le pool total de variables phytoplanctoniques est équiréparti entre les quatre groupes fonctionnels, soit 30 types par groupe. De plus, nos simulations permettent la substitution des phénotypes non viables par de nouveaux phénotypes tirés aléatoirement en cours de simulation (cf. §2.2.4).

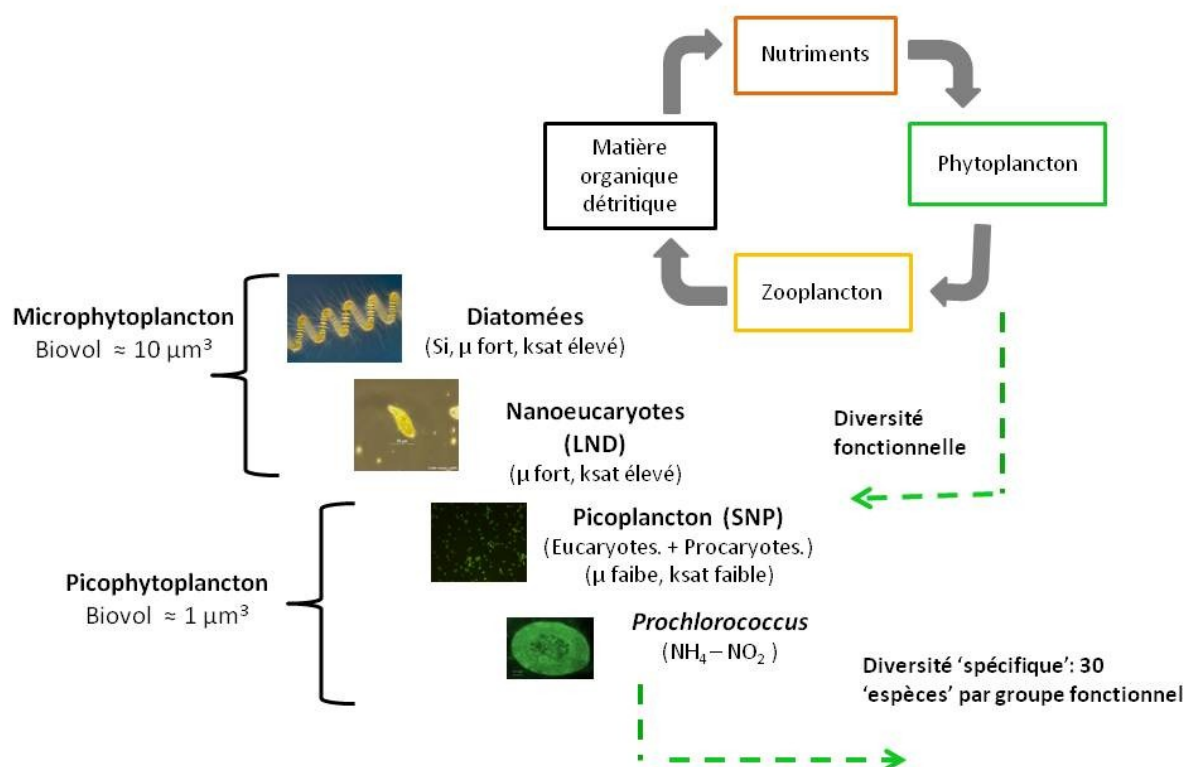


Figure 3.20 : Schéma conceptuel de la représentation de la diversité phytoplanctonique dans le modèle utilisé

En ce qui concerne le compartiment zooplanctonique, deux variables sont prises en compte : le méso-zooplancton, qui correspond aux copépodes (dont la taille dépasse $200 \mu\text{m}$) et le micro-zooplancton (de taille comprise entre 20 et $200 \mu\text{m}$), principalement des ciliés (auxquels s'ajoutent des flagellés, des radiolaires, certains dinoflagellés hétérotrophes, des naupliis etc.).

En complément du phytoplancton et du zooplancton, le modèle simule explicitement les pools de nutriments inorganiques, la matière organique particulaire et la matière organique dissoute. Dans la configuration Iroise, il a été choisi de représenter les cycles de trois éléments que sont l'azote, le phosphore (qui représente l'unité de base du modèle, les concentrations en phytoplancton et zooplancton étant exprimées en quantité de phosphore) et la silice. Nous avons volontairement exclu le fer, qui n'est pas limitant en mer d'Iroise. Le cycle de l'azote prend en compte trois formes inorganiques que sont les nitrates (NO_3), les nitrites (NO_2) et l'ammonium (NH_4).

Le modèle est redfieldien, les rapports stœchiométriques dans le phytoplancton, le zooplancton et la matière organique sont donc constants : $P/N = P/Si = 1/16$.

3.2.2 Processus biogéochimiques

La figure 3.21 représente le schéma conceptuel du modèle tel qu'il a été mis en place dans le cadre de ma thèse.

L'ensemble des flux du modèle NPZD et la manière dont ceux-ci sont intégrés dans le modèle seront présentés dans cette partie.

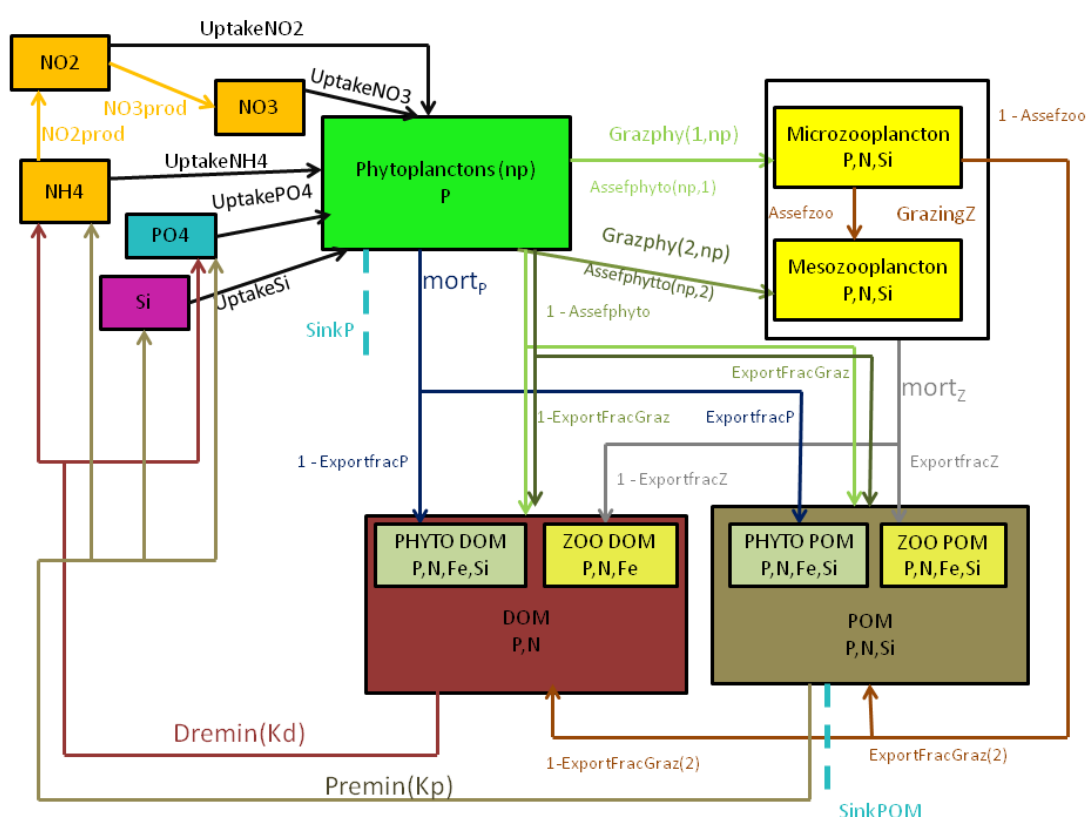


Figure 3.21 : Schéma conceptuel (compartiments et flux) du modèle biogéochimique

3.2.2.1 La croissance phytoplanctonique

La croissance phytoplanctonique, strictement autotrophe dans le modèle, nécessite un éclaircissement convenable, des concentrations en substrats inorganiques suffisantes et est dépendante de la température.

a Limitation par la lumière

La limitation par la lumière agit de façon différentielle sur chacune des variables phytoplanctoniques en fonction de ses propres paramètres k_{par} et k_{inhib} (cf. § 2-2-3-1). L'intensité de cette limitation est modifiée par rapport au rayonnement solaire incident qui varie temporellement et spatialement. Le modèle résout le cycle diurne jour/nuit, ce qui implique que la croissance phytoplanctonique a lieu uniquement pendant la période journalière, qui est plus importante durant l'été (fig. 3.22). Les taux de croissance utilisés ont été ajustés en conséquence (cf. § 2-2-3).

L'atténuation de la lumière avec sa pénétration dans la colonne d'eau dépend uniquement des concentrations en chlorophylle et ne prend pas en compte la matière organique, dissoute et particulaire (matières en suspension), qui peut être à l'origine d'une turbidité importante dans les zones côtières.

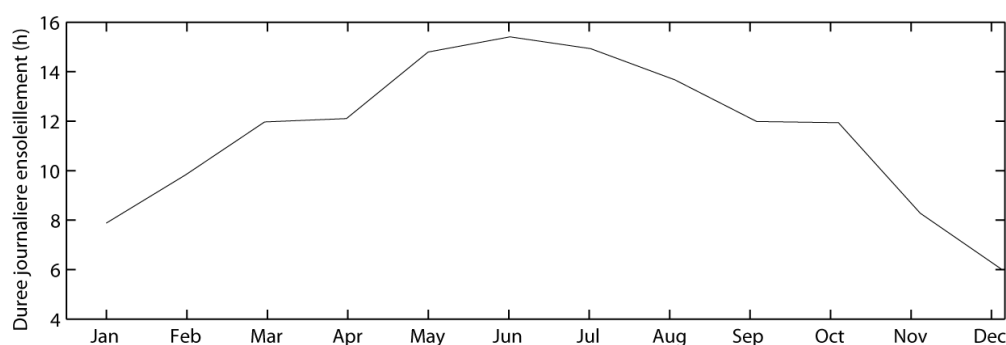


Figure 3.22 : Durée journalière d'éclairement (h) au cours de l'année 2007

La formulation de l'atténuation du PAR incident de surface a été modifiée par rapport aux versions antérieures du modèle car celle-ci induisait un biais positif sur les valeurs de PAR en profondeur (atténuation trop peu rapide avec la profondeur) (fig. 3.23). La nouvelle paramétrisation utilisée est désormais équivalente à celle du modèle PISCES (Aumont *et al.*, 2003), qui donne de meilleurs résultats (fig. 3.23). Le PAR reçu en surface de la colonne d'eau (~43% du rayonnement solaire total) est divisé, en proportions égales ($\text{PAR}_0/3$) entre trois longueurs d'onde (bleu : 400-500 nm ; vert : 500-600 nm et rouge : 600-700 nm).

Les coefficients d'atténuation de la lumière (β) dépendent de la longueur d'onde considérée

selon Morel, 1988 puis Morel et Maritorena, 2001. La lumière totale disponible (I) pour la photosynthèse à une profondeur k est la somme des trois longueurs d'ondes (λ). Elle s'écrit donc :

$$I_k = \sum_{\lambda=1}^3 PAR_{0\lambda} \cdot e^{-\beta \cdot [chl] \cdot k_w \cdot h_k}$$

Où

- $PAR_{0\lambda}$: lumière incidente de surface de longueur d'onde λ ($\mu\text{Ein} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
- β : coefficient d'atténuation diffuse lié à la longueur d'onde et à la quantité de chlorophylle ($\text{mg chl} \cdot \text{m}^{-3}$)⁻¹
- $[chl]$: concentration en chlorophylle totale ($\text{mg chl} \cdot \text{m}^{-3}$)
- k_w : coefficient d'atténuation de l'eau (m^{-1})
- h_k : hauteur d'eau (m)

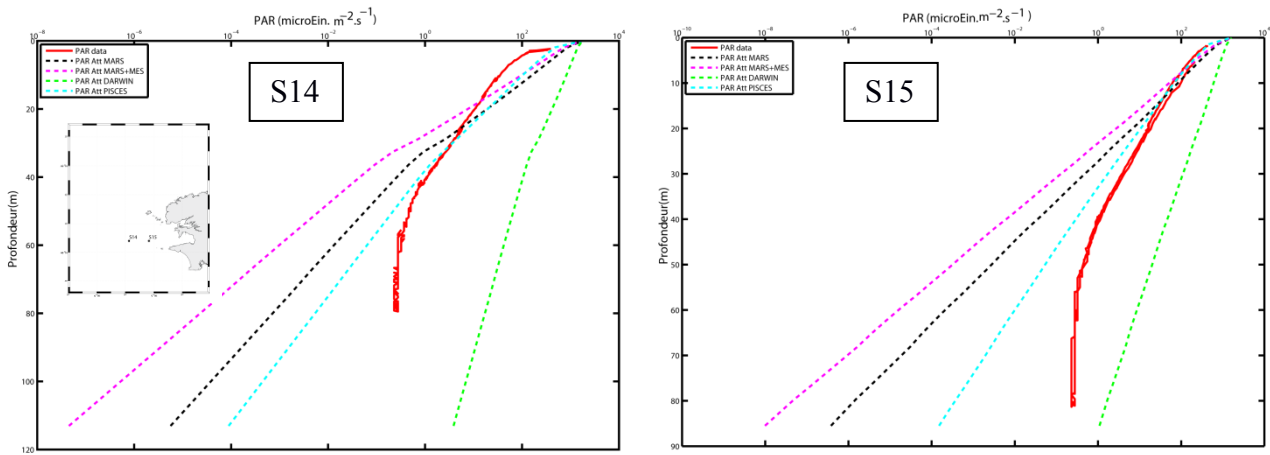


Figure 3.23 : Profil de PAR mesuré aux stations S14 (-5°26'W ;48°08 'N) (gauche) et S15 (-5°05'W ;48°08'N) (droite) de la campagne PSEUTEC (14 juin 2011) en rouge et approximation du profil par différentes formulations de l'atténuation de la lumière par la chlorophylle dans les modèles biogéochimiques (pointillés) : vert : DARWIN ; noir : MARS ; rose : MARS avec ajout des MES et bleu : PISCES

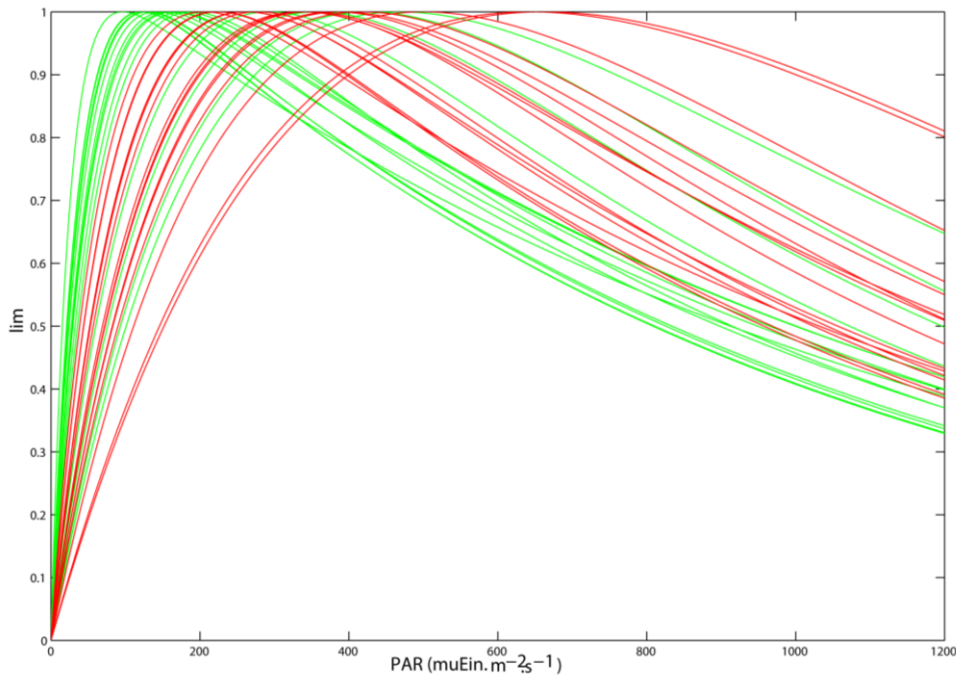


Figure 3.24 : Courbes de réponse fonctionnelle de la croissance phytoplanctonique à une variation du PAR disponible (facteur de limitation) pour 10 combinaisons de traits (k_{par} ; k_{inhib}) tirées aléatoirement pour chacune des deux classes de taille (vert : picophytoplancton et rouge : microphytoplancton)

Pour une variable phytoplanctonique donnée, notée j , la valeur de la limitation par la lumière (γI_i) est calculée de la façon suivante (Platt *et al.*, 1980) (elle est ensuite bornée entre 0 et 1) :

$$\gamma I_i = \frac{1}{F_0} \left(1 - e^{-k_{par_j} \cdot I} \right) e^{-k_{inhib_j} \cdot I}$$

Avec

$$F_0 = \frac{k_{par_j}}{(k_{par_j} + k_{inhib_j})} e^{\left\{ \frac{k_{inhib_j}}{k_{par_j}} \ln \left(\frac{k_{inhib_j}}{(k_{par_j} + k_{inhib_j})} \right) \right\}}$$

Où :

- k_{par} : le coefficient de saturation ($\mu\text{Ein.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)⁻¹
- k_{inhib} : le coefficient d'inhibition ($\mu\text{Ein.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)⁻¹
- I : le PAR local ($\mu\text{Ein.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) (fonction de la profondeur)

La figure 3.24 représente la valeur du facteur de limitation de la croissance par la lumière pour x tirages aléatoires dans les deux classes de taille de phytoplancton.

b Limitation par la température

La formulation utilisée pour décrire la dépendance de la croissance à la température est celle de Eppley (1972) :

$$\gamma T_j = \frac{1}{T_{coef}} \cdot \left\{ A^T \cdot e^{-B \cdot (T - T_{opt_j})^{T_{power}}} \right\} - T_{norm}$$

Où :

- T est la température locale (°C)
- T_{norm} et T_{coef} : termes servant à normaliser la valeur maximale
- A, B et T_{power} : constantes à l'origine de la forme de la fonction de limitation
- T_{opt} : optimum de température (°C)

De la même façon que la figure 3.24, la figure 3.25 met en évidence la valeur du facteur de limitation de la croissance par la température pour x valeurs de T_{opt} tirées aléatoirement.

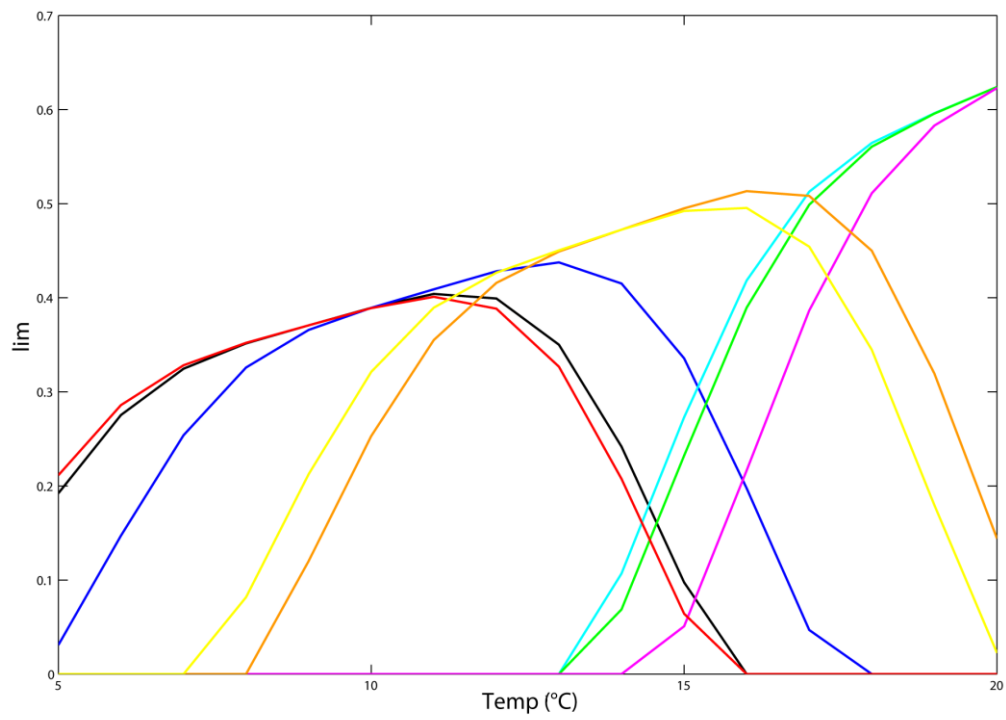


Figure 3.25 : Courbes de réponse fonctionnelle de la croissance phytoplanctonique à une variation de température (facteur de limitation) pour 8 tirages aléatoires de T_{opt} (optimum de température)

c Limitation par le substrat

La limitation par les nutriments suit une simple loi de Michaëlis-Menten. Ainsi le facteur de dépendance de la croissance d'un type phytoplanctonique j à la concentration en élément i ($i \in P, NH_4, Si$) dans le milieu (N_i) est donnée par (cf. fig. 3.26 qui montre la valeur de γ_P en fonction de la concentration en ions phosphates dans le milieu) :

$$\gamma_{i,j} = \frac{N_i}{N_i + \kappa_{N_{i,j}}}$$

Où :

- N_i : concentration locale en élément i (mmol $l.m^{-3}$)
- $\kappa_{N_{i,j}}$: constante de demi-saturation en élément i pour la variable phytoplanctonique j

L'utilisation des formes oxygénées de l'azote minéral (NO_2 et NO_3) est inhibée en présence d'ammonium (fig. 3.27). La limitation de la croissance par les ions nitrites dépend soit uniquement de leur concentration (pour les *Prochlorococcus* qui utilisent à la fois nitrites et ammonium) :

$$\gamma_{NO_2,j} = \frac{NO_2}{NO_2 + \kappa_{NO_2,j}} e^{-\sigma.NH_4}$$

soit à la fois de la concentrations en ions nitrites et en ions nitrates, pour toutes les variables utilisant à la fois les trois substrats azotés :

$$\gamma_{NO_2,j} = \frac{NO_2}{NO_3 + NO_2 + \kappa_{NO_3,j}} e^{-\sigma.NH_4}$$

Dans ce dernier cas, la limitation par les nitrates s'écrit :

$$\gamma_{NO_3,j} = \frac{NO_3}{NO_3 + NO_2 + \kappa_{NO_3,j}} e^{-\sigma.NH_4}$$

Avec σ : coefficient d'inhibition de l'absorption des formes oxygénées de l'azote par la présence d'ammonium.

La limitation par les formes d'azote non utilisées (dans le cas du genre *Prochlorococcus*) est fixée à 0 et la limitation totale par l'azote est égale à la somme des trois formes :

$$\gamma_{N_j} = \gamma_{NO_3,j} + \gamma_{NO_2,j} + \gamma_{NH_4,j}$$

Cette valeur est ensuite normalisée entre 0 et 1.

Conformément à la loi du minimum de Liebig, le facteur de limitation par les nutriments finalement retenu (γ_{NUT}) est le minimum entre chacune des limitations correspondant aux différents éléments limitants ($i \in P, N$ et Si (si diatomée)).

$$\gamma_{NUT,j} = \min_i(\gamma_{i,j})$$

Les trois facteurs de limitation sont ensuite appliqués au taux de croissance maximal à l'aide d'une loi multiplicative :

$$\mu_j = \mu_{max,j} \cdot \gamma_{NUT,j} \cdot \gamma_{T,j} \cdot \gamma_{I,j}$$

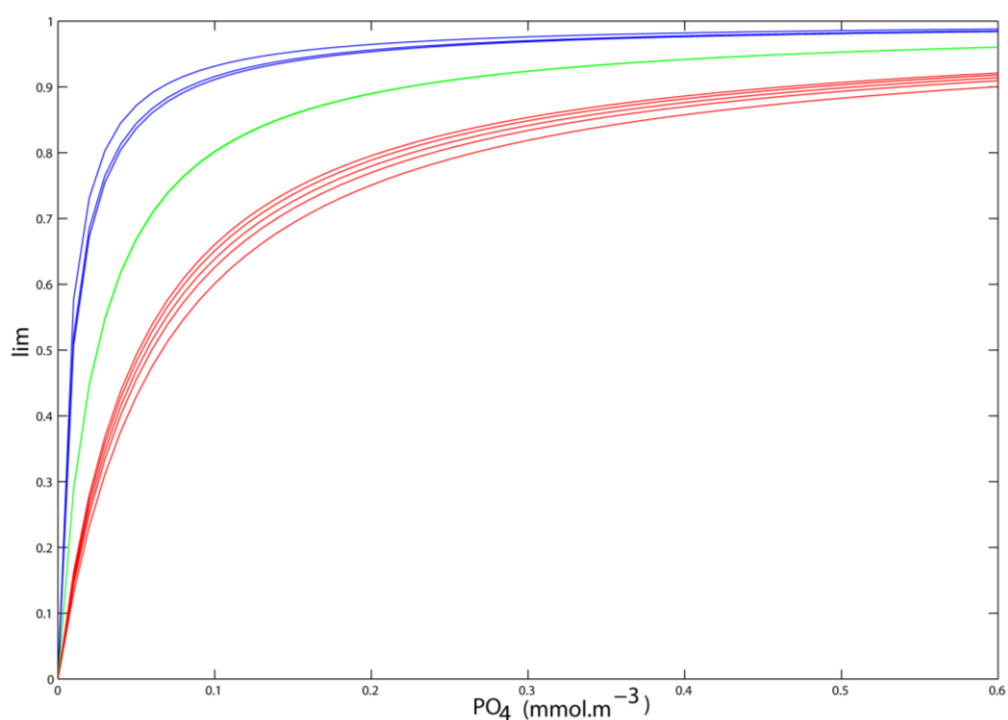


Figure 3.26 : Courbes de réponse fonctionnelle de la croissance phytoplanctonique à une variation du phosphates (facteur de limitation) pour 10 valeurs de constantes de demi-saturation pour le phosphore (k_{satPO4}) tirées aléatoirement dans un des groupes fonctionnels suivants : rouge : LND ou diatomées ; bleu : Prochlorococcus ; vert : SNP

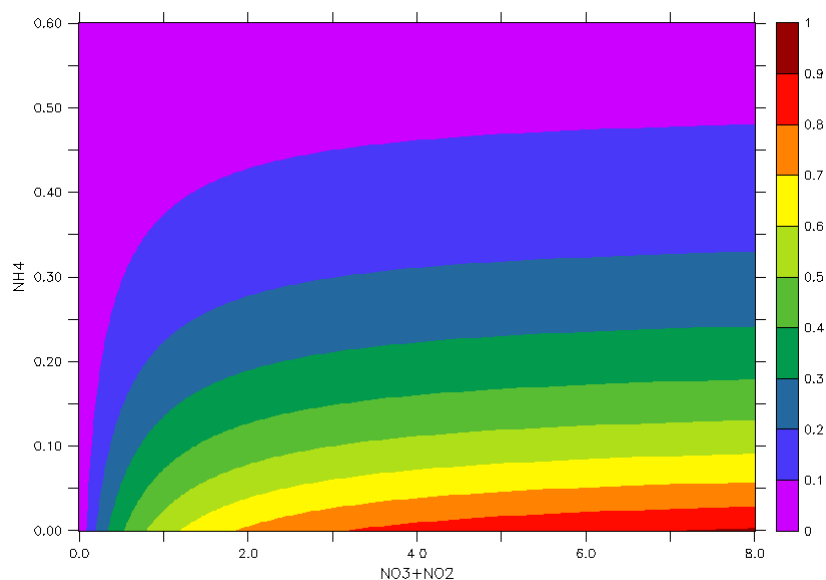


Figure 3.27 : Facteur de limitation de la croissance par les nitrates (NO_3) (avec $k_{satNO_3} = 0.8 \text{ mmolN.m}^{-3}$) en fonction des concentrations relatives en nitrates/nitrites (NO_2+NO_3) et en ammonium (NH_4)

3.2.2.2 Le broutage par le zooplancton

a. La représentation de la prédation multi-ressources dans les modèles biogéochimiques

La représentation du broutage par le plancton hétérotrophe dans les modèles d'écosystème est sujette à de nombreux débats, d'autant plus importants que la façon dont ce processus est pris en compte peut largement influencer le résultat des simulations réalisées. La plupart du temps, le zooplancton consomme plusieurs types de proies (broutage multi-ressources) et il est très difficile d'avoir une idée précise de la façon dont la sélection entre les proies est opérée dans l'océan à partir de données *in situ* ou en laboratoire. En effet, habilité du prédateur à percevoir et à capturer tel ou tel type de proies, interactions entre les proies, différences en termes de contenu nutritionnel, stratégies/changements de comportements pour éviter la prédation et bien d'autres facteurs sont à prendre en compte et constituent un ensemble complexe de facteurs qui rendent délicates la compréhension et la mise en équations du broutage dans les modèles (pour une revue détaillée des types de paramétrisations utilisées et de leurs limites, voir Gentleman *et al.*, 2003).

Avant même de devoir résoudre le problème des interactions entre proies et donc celui de broutage multi-ressource, il est nécessaire de choisir la forme de la réponse à la concentration en proies pour une ressource donnée. Cette réponse peut être parfaitement linéaire (Holling type I), avec un plateau de saturation (Holling type 2 ou Michaëlis-Menten) ou encore de type sigmoïdale ('S-shaped', Holling type 3) pour laquelle l'intensité du broutage diminue en dessous d'un certain seuil de proies, qui constitue un refuge pour les proies et représente la probabilité plus faible de rencontre entre un prédateur et sa proie lorsque la concentration de cette dernière devient faible (temps de recherche allongé).

Dans les simulations que j'ai réalisées, j'ai choisi d'utiliser une formulation de type Holling type 3 (sigmoïde) de type $P^2/(k^2+P^2)$ (fig. 3.28), qui permet de façon réaliste, de créer un refuge aux espèces les moins compétitives, qui sont présentes en faible proportion. Dans le cas d'une prédation multi-ressources la proportion de chacune des proies j est pondérée par sa palatabilité ($\text{palat}(z_{k,j})$), qui représente l'appétence/ la préférence d'une proie j pour un organisme zooplanctonique de taille k .

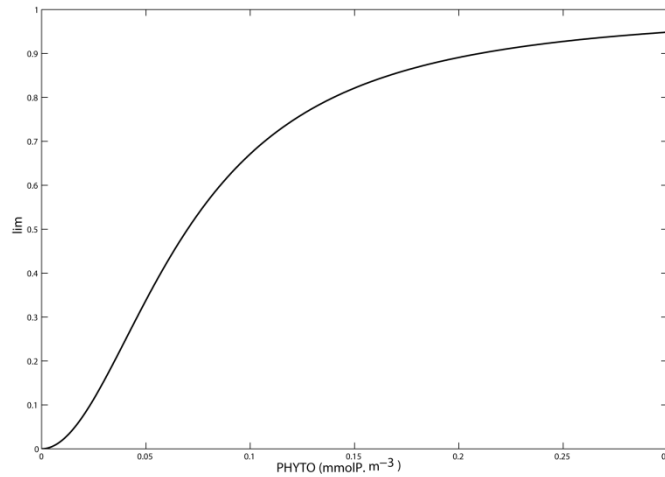


Figure 3.28 : Courbes de réponse fonctionnelle de type sigmoïde de la croissance zooplanctonique en fonction de la concentration en phytoplancton (mmolP.m-3) dans le cas d'un broutage uniressource

La préférence est maximale lorsque la proie est du même ordre de taille que le prédateur (i.e picophytoplancton pour le microzooplancton et microphytoplancton pour le mésozooplancton). Les cellules de picoplancton sont moins intéressantes en rapport gain énergétique/dépense d'énergie associée à la prédation pour le mésozooplancton, elles ont donc une préférence très faible. Les diatomées, qui possèdent un frustule siliceux difficilement assimilable ne constituent pas une proie de choix, en particulier pour le microzooplancton qui en fera sa proie la moins appréciée parmi les quatre groupes fonctionnels de phytoplancton (voir tableau en annexe). Enfin, le mésozooplancton aura une préférence maximale pour le microzooplancton, dont la taille est proche de celle du microphytoplancton

Le terme de limitation du broutage de k sur j ($\gamma_{graz}(z_{k,j})$) s'écrit alors :

$$\gamma_{graz}(z_{k,j}) = \frac{(palat(z_{k,j}) \cdot [j])^2}{\left(\sum_{j=1}^{N_{prey}} (palat(z_{k,j}) \cdot [j])\right)^2 + (ksatgraz(z_k))^2}$$

Où :

- $palat(z_{k,j})$: palatabilité/préférence du zooplancton k pour la proie j (soit phytoplanctonique, soit zooplanctonique si le prédateur est le mésozooplancton)

- $[j]$: concentration de la proie j (mmol.m^{-3})
- $ksatgraz(z_k)$: constante de demi-saturation en proies pour le prédateur k

La contribution de chaque proie à la consommation totale d'un prédateur peut être soit complètement indépendante de sa densité relative par rapport à la quantité totale de proies disponible (formulation de type 'no-switching'), soit directement proportionnelle à sa densité ('passive-switching') ou enfin modifiée de façon non linéaire par rapport au changement dans la proportion relative des proies. Dans ce dernier cas, on parle de 'active-switching' et l'effet d'une variation dans la distribution des proies sur le taux de broutage sera amplifiée dans le sens d'un broutage préférentiel sur la proie la plus abondante. Ce troisième type de paramétrisation a été mis en place dans les simulations de ma thèse. Il présente en outre l'intérêt d'être stable en termes de réponse à une augmentation dans la densité totale de proies : quelle que soit la distribution observée, lorsque la quantité totale de proie augmente, le broutage total augmente également (fig. 3.29). Avec certaines autres formulations, qualifiées de 'sub-optimal feeding' ou encore 'non-maximal feeding', un changement dans la distribution des proies (lorsqu'elles deviennent équitablement répartie sur l'ensemble de la biomasse par exemple) peut entraîner un déclin dans la quantité totale consommée alors que la quantité disponible elle, augmente (Vallina *et al.*, 2014b). D'autre part, ce type de formulation 'active-switching' permet une « stabilisation » du réseau trophique et un maintien de la diversité.

Finalement, la quantité ($\text{mmol.m}^{-3}.\text{s}^{-1}$) consommée lors du broutage du zooplancton k sur la proie j est :

$$Graz(z_{k,j}) = \frac{grazemax(z_k)}{pday} \cdot \frac{palat(z_{k,j}) \cdot [j]^2}{\sum_{j=1}^{N_{prey}} (palat(z_{k,j}) \cdot [j]^2)} \cdot \gamma_{graz(z_{k,j})} \cdot Z_k$$

Où :

- $grazemax(z_k)$: taux de broutage maximal du zooplancton k (jr^{-1})
- $\gamma(z_{k,j})$: limitation du broutage ([0-1])
- Z_k : concentrations en zooplancton k (mmol.m^{-3})

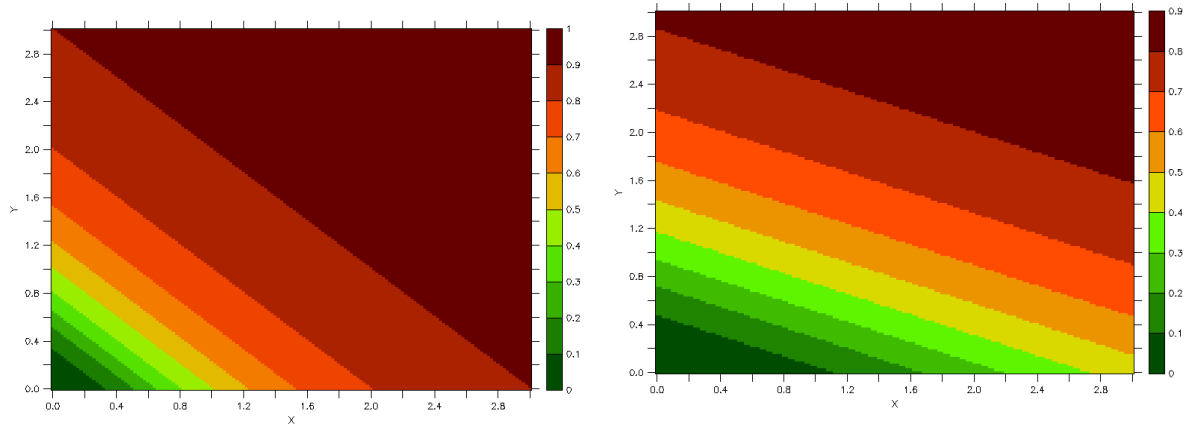


Figure 3.29 : Consommation totale par un prédateur ($\text{mmol.m}^{-3}.\text{jr}^{-1}$) en fonction des abondances relatives de ses 2 proies x et y (mmol.m^{-3}). Paramètres : taux de broutage maximal $\text{grazemax}=1 \text{ mmol.m}^{-3}.\text{jr}^{-1}$, constante de demi-saturation $= 1 \text{ mmol.m}^{-3}$. a : préférences similaires ($\text{palatx}=\text{palaty}=1$) ; b : $\text{palatx}=0.3, \text{palaty}=0.7$

b. Sloppy feeding

Lors du broutage, une partie de la matière organique prélevée par le plancton hétérotrophe n'est pas ingérée mais est directement libérée sous forme de composés organiques, soit exportés (matière organique particulaire) (ExportFracGraz), soit sous forme dissoute (DOM) ($1 - \text{ExportFracGraz}$). On parle alors de 'sloppy-feeding' (i.e 'miettes') pour désigner cette proportion du broutage qui n'est pas réellement utilisée par le zooplancton.

Le paramètre $\text{assef}(z_{k,j})$ désigne le pourcentage assimilé par le zooplancton k lors du broutage sur une proie j ($1 - \text{assef}(z_{k,j})$ est donc la partie correspondant au sloppy feeding). Dans les simulations qui ont été réalisées pour répondre aux questions de ma thèse, la proportion assimilée (assef) a été fixée à 30% de la matière consommée, quelle que soit la nature de la relation de taille proie/prédateur. La différence en termes de broutage intervient donc uniquement au niveau du terme de préférence (palat), qui dépend du rapport de taille et de la nature de la proie.

3.2.2.3 Mortalité naturelle et excrétion (exsudation ou fécès)

a Phytoplancton

En parallèle de la mortalité par broutage, le modèle prévoit une mortalité linéaire appliquée à chacun des types phytoplanctoniques. Ce paramètre ($mort_{pj}$) peut être assimilé aux pertes par lyse cellulaire, au parasitisme, ou encore à la respiration cellulaire. Cependant, il faut noter qu'il n'existe pas dans le modèle de termes de respiration à proprement parler, celle-ci étant prise en compte de façon implicite dans le terme de photosynthèse nette, puisqu'il n'y a aucun flux direct entre le compartiment phytoplancton et les formes inorganiques (ammonium en particulier).

Une partie de la matière organique générée par mortalité du phytoplancton sera intégrée au pool de matière organique particulaire ($ExportFracP$), le reste sera directement assimilée à de la matière dissoute. La partie particulaire dépend de la taille des organismes : elle est de 20% pour les petites cellules picoplanctoniques et de 50% pour le nano/microphytoplancton.

b Zooplancton

En ce qui concerne le zooplancton, les termes de mortalité ($mort_Z$) diffèrent en fonction de la taille. Le microzooplancton possède un terme de mortalité linéaire de 30 jours. En revanche, le mésozooplancton meurt naturellement très peu (il faut 1000 jours pour que le stock disparaisse totalement) mais est principalement consommé par les niveaux trophiques supérieurs (petits pélagiques par exemple). Pour représenter artificiellement cette quantité consommée, un terme de mortalité quadratique ($mortquad_Z$) est ajouté. Cette mortalité quadratique (i.e. densité dépendante) est supposée reproduire une amplification de la pression de prédation sur les populations importantes.

Il n'existe pas pour le zooplancton de terme d'excrétion (sous forme d'urée par exemple) ou de respiration explicite. Celle-ci est donc implicitement représentée dans le terme générique de mortalité linéaire (ce point sera discuté dans le paragraphe suivant). Ce terme de mortalité englobe donc, sans distinction, la mortalité naturelle, l'excrétion et l'égestion (ou formation de pelotes fécales, encore appelée exsudation).

De la même façon que précédemment, la proportion de la matière organique issue de la dégradation du zooplancton qui alimente le compartiment particulaire ($ExportFracZ$) dépend de la taille : 20% pour le microzooplancton et 70% pour les copépodes (fig. 3.21).

3.2.2.4 La reminéralisation et la nitrification

a Reminéralisation

Les bactéries hétérotrophes ne sont pas explicitement représentées dans le modèle. La reminéralisation de la matière organique dissoute et particulaire en nutriments inorganiques se fait de façon linéaire, avec une constante de temps K_d pour le dissous et K_p pour le particulaire. Cette constante est de 30 jours pour l'azote (reminéralisé sous forme d'ammonium) et le phosphore particulaire, 300 jours pour la silice.

La matière organique dissoute est reminéralisée avec une vitesse 0.2 jr^{-1} , soit une constante de temps de 5 jours. Cette valeur est dix fois plus rapide que celle utilisée dans la version initiale du code (50 jours). La raison pour laquelle nous avons choisi de modifier ce paramètre est la nécessité de prendre en compte les flux d'excrétion et de respiration qui ne sont pas pris en compte directement sous forme de manière inorganique comme ce devrait être le cas. Ainsi, une partie de la matière dissoute qui est simulée par le modèle est en fait de la matière inorganique qui devrait donc être transformée instantanément et ne devrait pas être stockée sous forme organique dissoute.

Cette partie très labile de la matière organique doit donc être reminéralisée très rapidement pour éviter un stockage irréaliste de matière organique dissoute et une sous-estimation des concentrations en nutriments dans les zones côtières très productives de la mer d'Iroise (non montré ici). De plus, dans les zones peu profondes de la mer d'Iroise, la profondeur de la couche euphotique atteint le fond de la colonne d'eau. Dans ces régions éclairées, la nitrification n'a pas lieu (inhibition par la lumière) et la croissance phytoplanctonique est importante. Cela induit un biais négatif en nitrates et en phosphates qui est irréaliste et est largement corrigé en améliorant la paramétrisation de la reminéralisation comme énoncé ici.

b Nitrification

La nitrification se fait en deux étapes : la nitritation ($\text{NH}_4 \rightarrow \text{NO}_2$) et la nitratisation ($\text{NO}_2 \rightarrow \text{NO}_3$) qui ont lieu avec des constantes de temps différentes : K_{nitNO_2} (10 jours) et K_{nitNO_3} (30 jours). L'intensité de ces processus dépend de la lumière : ils sont d'autant plus efficaces que la lumière est faible et deviennent nuls au-delà d'un certain seuil noté PAR_{nit} , de $10 \mu\text{Ein.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Les productions de nitrites et de nitrates s'écrivent de la façon suivante :

$$Prod_{NO_2} = \frac{K_{nit_{NO_2}}}{pday} \cdot \left(1 - \min\left(\frac{I}{PAR_{nit}}, 1\right) \right) \cdot NH_4$$

$$Prod_{NO_3} = \frac{K_{nit_{NO_3}}}{pday} \cdot \left(1 - \min\left(\frac{I}{PAR_{nit}}, 1\right) \right) \cdot NH_2$$

3.1.1.1 Sédimentation et processus sédimentaires

L'export vertical concerne à la fois les particules de matière organique et les grosses cellules phytoplanctoniques (diatomées et LND), bien que celles-ci soient caractérisées à une vitesse de chute $vsink$ beaucoup plus faible (50 cm.j^{-1} contre 10 m.j^{-1} pour la matière organique particulaire). En revanche, les cellules picoplanctoniques ne sédimentent pas. Le terme $Psink$ représente le flux d'export ($\text{mmolP.m}^{-3}.\text{s}^{-1}$) dans un niveau vertical (k) dont la hauteur d'eau est égale à dz (m) donné. Par exemple, si j est une variable phytoplanctonique qui a une vitesse de chute non nulle $vsinkP_j$:

$$PsinkP_j(k) = \frac{(vsinkP_j \cdot P_j(k+1) - vsink_j \cdot P_j(k))}{dz}$$

95 % de la matière organique qui atteint le fond est immédiatement remis en suspension sous forme de nutriments. Ce processus a été ajouté au modèle afin de prendre en compte les processus de reminéralisation benthique (sous l'action des bactéries hétérotrophes et de la faune benthique détritivore), qui joue un rôle primordial dans les flux de sels nutritifs des écosystèmes côtiers fortement brassés. Le phosphore particulaire est alors remis en suspension sous forme de phosphates, la silice biogénique, sous forme de dioxyde de silicium (noté Si) et l'azote sous forme nitrates, la nitrification étant assurée au niveau du sédiment par de nombreux microorganismes nitrifiants.

3.2.3 Distribution stochastique des traits et considérations allométriques

La particularité et l'intérêt de l'utilisation du modèle DARWIN dans cette étude repose sur la stochasticité dans la représentation des traits phytoplanctoniques (plasticité intra-groupes).

Les traits qui sont tirés de manière aléatoire, au sein de gammes de variabilités qui dépend des groupes fonctionnels (diatomées, LND, DNP et *Prochlorococcus sp* ; fig. 3.30), sur la base de considérations allométriques, sont les paramètres qui gouvernent la limitation de la croissance (processus 'bottom-up'). Les trois facteurs de limitation sont la lumière, la température et les nutriments.

Le taux de croissance maximal (μ_{\max}) (en l'absence de limitation par chacun des facteurs cités) n'est pas variable au sein d'un groupe fonctionnel mais dépend de la taille des organismes entre les différents groupes fonctionnels. Ainsi, les diatomées sont les plus efficaces en l'absence de limitation avec un taux de croissance de 2.5 jr^{-1} (0.4 jour), ce qui est dans la limite supérieure des données de la littérature (entre 0.2 et 3.3 jr^{-1} (Sarhou *et al.*, 2005)). Il a en effet été montré que pour une taille donnée, les diatomées ont généralement un taux de croissance plus élevé que celui des autres organismes phytoplanctoniques (dinoflagellés en particulier) (Chan, 1980 ; Furnas, 1990 ; Litchman *et al.*, 2007).

Les organismes de grande taille non diatomées (ensuite appelés 'LND' pour 'Large Non Diatoms') ont un taux de croissance de 2 doublements par jour (0.5 jour) et les espèces picoplanctoniques des deux groupes, dont la taille se trouve en dessous de seuil de taille pour laquelle le taux de croissance commence à diminuer avec le biovolume (Chen et Liu, 2010; Maranon *et al.*, 2013), un taux de croissance de 1.4 jr^{-1} (0.7 jour). Les valeurs utilisées dans le modèle (tableau en annexe) sont multipliées par deux par rapport à celles mentionnées ici (qui sont habituellement mesurées en laboratoire sous lumière continue) : elles sont ajustées pour une irradiance qui suit un cycle diurne (Goebel *et al.*, 2010).

3.2.3.1 Dépendance à la lumière

L'effet de la lumière sur l'efficacité photosynthétique et la croissance autotrophe peut être de nature positive pour de faibles intensités et devenir délétère lorsque l'intensité lumineuse devient trop importante (cf. chap1, fig.7b). La pente de la courbe photosynthèse-irradiance peut donc prendre une valeur différente en fonction de la valeur d'irradiance considérée. Cette valeur est exprimée par le coefficient k_{par} (unité de lumière)⁻¹ qui représente l'effet positif d'une unité de lumière sur la croissance. Ainsi, plus un type phytoplanctonique possède un k_{par}

élevé, meilleure sera son affinité pour les faibles intensités lumineuses. Il est largement reconnu que les cellules de taille picoplanctonique sont capables de croître dans des conditions d'éclairement plus faible que leurs homologues de taille supérieure (Glover *et al.*, 1985 et 1987) .

Les diatomées possèdent donc un optimum de lumière I_{opt} qui est élevé (Edwards *et al.*, 2015). Le coefficient k_{par} moyen pour les cellules de grande taille a été modifié depuis Follows *et al.*, 2007 et prend la valeur de $(0.004 \mu\text{Ein.m}^{-2}.\text{s}^{-1})^{-1}$ (0.012 pour les petites cellules) (fig. 3.30, a). Cette valeur de k_{par} pour les cellules de grande taille a été ajustée à l'aide de la valeur moyenne de l'optimum de lumière de $\sim 450 \mu\text{Ein.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ mesurée pour les cellules phototrophes dont la taille dépasse 10 micromètres échantillonnées à une station côtière de la mer d'Iroise (Carradec, 2008 ; Maguer *et al.*, 2011).

L'écartype est plus élevé au sein du picoplancton $(0.01 (\mu\text{Ein.m}^{-2}.\text{s}^{-1})^{-1})$; 0.003 pour les grosses cellules) pour lequel un grand nombre de stratégies d'adaptation permet des optimum de lumière extrêmement variés (Veldhuis *et al.*, 2005). Ces valeurs ont en revanche été conservées depuis Follows *et al.*, 2007.

La seconde partie de la courbe photosynthèse-irradiance qui correspond à la partie photoinhibition du spectre de lumière solaire est gouvernée par le paramètre d'inhibition k_{inhib} . J'ai choisi ici de ne pas utiliser de paramètre différentiel selon la taille des cellules, la croissance des petites cellules étant déjà limitée par des intensités lumineuses moindres par rapport aux plus grosses cellules du fait de l'optimum de lumière différent.

En outre, il semble que la photoinhibition mesurée dans les assemblages phytoplanctoniques soit largement dépendante des conditions expérimentales (MacIntyre *et al.*, 2002). D'autre part, les variations de sensibilité à la photoinhibition sont probablement davantage liées à l'environnement dans lequel se trouve les cellules (photoadaptation) qu'à la taille des cellules et aux processus de 'self-shading' (effet 'ombrage'). Ainsi, des cellules qui se trouvent en subsurface ou dans un environnement fortement brassé donc accoutumées à de plus faibles intensités lumineuses seront susceptibles d'être davantage impactées par la photoinhibition que des cellules qui se trouvent en surface (Harrison et Platt, 1986 ; MacIntyre *et al.*, 2002). Enfin, plusieurs études menées sur des cyanobactéries du genre *Synechococcus* n'ont pas mis en évidence de photoinhibition à des intensités lumineuses de l'ordre de 1000 (Howard et Join;1989, à partir de cellules échantillonnées dans la mer du Nord) à $2000 \mu\text{Ein.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Kana et Glibert, 1987). La valeur du coefficient de photoinhibition est de $1.10^{-3} \pm 5.10^{-5} (\mu\text{Ein.m}^{-2}.\text{s}^{-1})^{-1}$ (fig. 3.30, b).

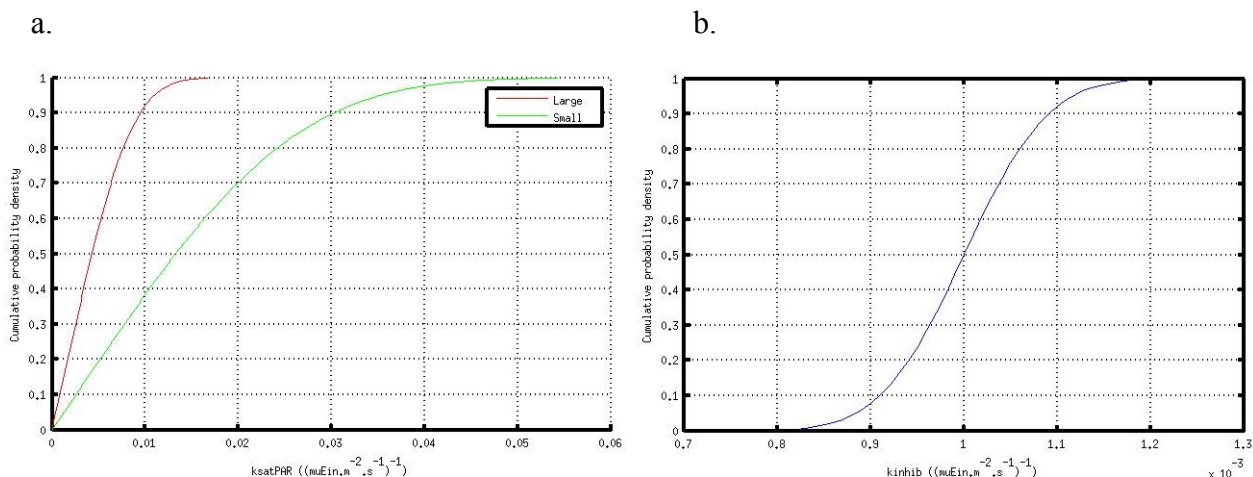


Figure 3.30 : Distribution de probabilités lors du tirage des coefficients kPAR (en fonction de la classe de taille) (a) et kinhib (b)

Le tirage aléatoire des traits relatifs à l'utilisation de la lumière dépend uniquement de la classe de taille (i.e. sans distinction entre diatomées et LND et entre '*Prochlorococcus sp.*' et SNP). Celui-ci est réalisé à l'aide d'une loi normale modifiée telle que les valeurs négatives des paramètres ne soient pas autorisées (valeur absolue). Ainsi, la moyenne effective du tirage est légèrement supérieure à la moyenne théorique imposée (~ 0.015 pour les petites cellules et 0.005 pour les grosses cellules) (fig. 3.30, a). Les courbes de sensibilité à la lumière qui résultent de ce tirage stochastique seront présentées en section 2-2-2-1-b.

3.2.3.2 Dépendance à la température

Contrairement aux versions précédentes, et en l'absence de consensus clair à ce sujet, l'effet de la température sur la croissance ne dépend pas de la taille des cellules. Chacun des 120 types phytoplanctoniques se voit donc attribuer de façon stochastique une température optimale (T_{opt}) de croissance. Le tirage se fait selon une distribution uniforme entre une valeur minimale de 0 et un maximum de 30 °C. Ces valeurs ont été conservées depuis la version initiale du code (Follows *et al.*, 2007), dans laquelle elles ont été calibrées à l'échelle globale dans un souci de cohérence avec les taux de croissance maximaux par groupe fonctionnels (cf. début de cette partie) qui ont été ajustés pour une température optimale de 30°C. Il faut noter ici que les types qui ne sont pas viables dans la mer d'Iroise dans laquelle l'amplitude annuelle de température s'étend de 8 à 19°C environ seront soit retirés immédiatement (réitération du

tirage aléatoire de T_{opt} jusqu'à obtention d'une valeur réaliste), soit éliminés du système au bout de quelques jours (cette deuxième solution étant moins rapide que la première) (cf. section 2-2-1-3).

3.2.3.3 Dépendance aux concentrations en sels nutritifs

Le dernier paramètre qui est défini aléatoirement est la constante de demi-saturation pour les nutriments. La limitation par chacun des trois éléments limitants (phosphore, azote et acide silicique) est exprimée par une cinétique de Michaelis-Menten. Les cellules les plus petites sont caractérisées par une forte affinité pour les nutriments (Litchman *et al.*, 2007 ; Edwards *et al.*, 2012). Les cellules du genre '*Prochlorococcus*' possèdent la constante de demi-saturation (K_N) la plus faible. Ainsi, le tirage aléatoire sur la constante de demi-saturation pour le phosphore se fait de façon uniforme entre un minimum et un maximum, respectivement de 0.005 et 0.010 mmolP.m⁻³. Les bornes du tirage pour les SNP se situent entre 0.015 et 0.035 mmolP.m⁻³ et celles des grosses cellules (diatomées et LND non différenciées) entre 0.05 et 0.07 mmolP.m⁻³. Le rapport entre les constantes de demi-saturation pour le phosphore et celles pour les nitrates et les nitrites respecte le rapport de redfield de 16. En revanche, l'ammonium étant plus facilement utilisable sous sa forme brute par les cellules, l'affinité pour ce dernier est plus élevée que celle de ses homologues, les formes oxydées de l'azote (Dortch, 1990 ; L'Helguen *et al.*, 2008). Au sein du groupe des *Prochlorococcus sp.*, une partie des membres est capable d'utiliser à la fois ammonium et nitrites alors que l'autre partie utilise exclusivement l'ammonium comme substrat azoté. Ce trait est tiré aléatoirement avec 50 % de probabilité pour chacune des deux stratégies.

Enfin, la constante de demi-saturation pour la silice est la même pour tous les types du groupe des diatomées et est fixée à 1 mmolSi.m⁻³.

3.2.4 Substitutions en cours de simulation

Un processus de retraitage en cours de simulation a été mis en place afin de maximiser le nombre de combinaisons de traits (i.e. phénotypes) en compétition dans le milieu. Pour cela, il a été nécessaire de fixer un seuil (C_{retir}) en dessous duquel un phénotype est considéré comme non viable et ayant disparu du système. Lorsque la concentration d'une variable phytoplanctonique passe en dessous de C_{retir} en chacun des points de grille du modèle, ce type disparaît du système et est alors remplacé par un nouveau type phytoplanctonique appartenant

au même groupe fonctionnel que son prédécesseur et dont les traits (dépendance à la lumière, à la température et aux concentrations en sels nutritifs) sont à nouveau tirés de façon aléatoire de la même façon que pour les types initiaux en début de simulation.

Ce seuil absolu C_{retir} est fixé à 10^{-6} mmolP.m⁻³ (soit environ 5.10^{-3} fois moins que les concentrations minimales de surface simulées sur la zone dans l'année). Le nouveau type phytoplanctonique intégré est ajouté en concentration homogène, égale à cent fois la valeur du seuil C_{retir} , soit 10^{-4} mmolP.m⁻³, dans chacun des points de grille du domaine (homogène sur la verticale également).

En utilisant une méthode comparable en termes de philosophie mais basée sur l'apparition régulière de mutations (processus évolutifs) et appliquée à un modèle en classes de taille (Ward *et al.*, 2012), Sauterey *et al.* (2014) ont montré que l'ajout de mutants dans le système permet une meilleure répétabilité de la solution obtenue (pour un plus petit nombre de phénotypes initial) par rapport à l'approche 'Everything is everywhere' (EIE) classique (Follows *et al.*, 2007).

Cependant, l'approche utilisée par Sauterey *et al.*, 2014 diffère en certains points de celle que nous avons mis en place. Elle propose l'introduction de mutations, appliquées à chacun des types phytoplanctoniques initiaux (+/- 10% de la taille d'un type 'résident'), de façon périodique, avec une constante de temps relativement longue (de manière à ce que la présence des mutants n'influe pas de manière significative sur l'environnement dans lequel ils vont se trouver). Cette technique, qui remplace le type résident par le mutant lorsque la fitness de celui-ci est positive, permet d'aboutir à une communauté composée des combinaisons de traits les plus adaptés à un environnement donné, qualifiées de stratégies optimales.

A contrario, dans notre approche (basé sur EIE) la présence d'une espèce dite optimale dans le système dépend complètement de son introduction dans le système au départ si on ne fait pas de retraitage. La probabilité d'obtenir une espèce optimale augmente avec le nombre de types tirés initialement. Dans le cas d'un nombre de tirages trop faible, des espèces dites sub-optimales vont être efficaces en termes de compétition et vont s'imposer au sein de l'écosystème. L'adjonction d'un processus de retraitage permet donc de tester un maximum de combinaisons possibles dans une seule simulation en se basant sur un nombre relativement conséquent de types initiaux (120). On peut alors supposer que les phénotypes retenus à l'issue d'une simulation suffisamment longue seront probablement moins 'optimaux' que dans

l'étude de Sauterey *et al.*, 2014, (qui par spéciations successives va approcher la solution optimale) mais plus 'optimaux' que ceux d'une approche EIE classique (i.e. sans retirages) qui contiendrait le même nombre des phénotypes..

La technique des substitutions utilisée dans les simulations de ma thèse permet donc, tout comme le ferait une augmentation du nombre de phénotypes initiaux, de tendre plus rapidement vers une communauté 'optimale'.

Chapitre 4 : Impact du cycle saisonnier et biorégionalisation des groupes fonctionnels

Chapitre 4 Impact du cycle saisonnier et biorégionalisation des groupes fonctionnels

Ce chapitre porte sur l'étude du forçage environnemental sur la composition des communautés phytoplanctoniques simulées en mer d'Iroise au cours d'un cycle saisonnier. Une attention particulière est apportée à la validation des résultats du modèle à partir de données d'observation. Cette étude a fait l'objet d'un article soumis dans '*Journal of Marine Systems*'.

4.1 Résumé

La compréhension des interactions entre physique, biogéochimie et écologie représente un enjeu majeur pour les océanographes. Dans les zones côtières, en particulier, la dynamique complexe est susceptible d'avoir un impact significatif sur la distribution des nutriments et les niches écologiques des communautés phytoplanctoniques.

La mer d'Iroise présente un front de marée saisonnier (front d'Ouessant), présent uniquement durant la saison estivale. La présence de cette structure frontale caractéristique, ainsi que la disponibilité de jeux de données sur la zone en font une région de choix pour l'étude des processus impactant la dynamique spatio-temporelles des communautés de phytoplancton.

Cette étude de modélisation utilise un modèle de diversité phytoplanctonique, couplé à un modèle de circulation 3D pour étudier les mécanismes qui influencent les successions et la biogéographie du phytoplancton dans cet environnement fortement dynamique et contrasté. Celles-ci sont majoritairement impactées par la profondeur de la couche de mélange, à l'échelle d'un cycle saisonnier. Ainsi, la lumière solaire incidente est un facteur limitant de la croissance phototrophe et des conditions de faible éclaircissement favorisent la présence de petites cellules phytoplanctoniques par rapport aux plus grosses cellules. Ce cas de figure existe en particulier lorsque le mélange vertical est intense, durant l'hiver et le début du printemps. A partir d'Avril, lorsque le mélange vertical induit par les vents diminue, la stratification verticale apparaît et la disponibilité en lumière dans la couche de surface augmente. Ceci mène, dès la fin du printemps, et lorsque les conditions en nutriments sont suffisantes à un avantage compétitif en faveur des grosses cellules, de type diatomées,.

Cette dominance des diatomées est d'ailleurs maintenue durant tout l'été dans le système côtier, particulièrement productif, et brassé par la marée. Dans la zone stratifiée offshore, les petites cellules coexistent avec les grosses cellules qui sont en revanche limitées en nutriments. La région du front d'Ouessant, particulièrement productive ($1800 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ entre Août et Septembre) est caractérisée par un fort degré de coexistence entre trois groupes fonctionnels (diatomées, dino- nanoflagellés et picoeucaryotes/cyanobactéries). En accord avec des études précédentes, la communauté au niveau de la zone frontale durant l'été présente une composition intermédiaire en termes de groupes fonctionnels par rapport aux deux régions adjacentes contrastées. Le mélange vertical et la dynamique dans le front résultent en des temps de résidence des masses d'eau relativement courts, qui ne permettent pas à la spéciation de se mettre en place de façon exclusive dans cette zone et de favoriser une communauté locale spécifique.

4.2 Article : Assessing spatial and temporal variability of phytoplankton communities' composition in the Iroise Sea ecosystem (Brittany, France): a 3D modeling approach. Part 1: Biophysical control over plankton functional types succession and distribution

Assessing spatial and temporal variability of phytoplankton communities' composition in the Iroise Sea ecosystem (Brittany, France): a 3D modeling approach.

Part 1: Biophysical control over plankton functional types succession and distribution

Authors : Mathilde Cadier^{a,*}, Thomas Gorgues^b, Marc Sourisseau^c, Christopher A. Edwards^d, Olivier Aumont^e, Louis Marié^b, Laurent Memery^a

^a *Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR), UMR CNRS/IFREMER/IRD/UBO 6539, 29280, Plouzané, France*

^b *Laboratoire d'Océanographie Physique et Spatiale (LOPS), Univ. Brest, CNRS, IRD, Ifremer, IUEM, 29280, Plouzané, France.*

^c *Département Dynamiques de l'Environnement Côtier (DYNECO)/PELAGOS, Ifremer Centre de Brest, 29280, Plouzané, France*

^d *Institute of Marine Sciences, University of California, Santa Cruz, CA 95064, USA*

^e *Laboratoire d'Océanographie et du Climat: Expérimentations et Approches Numériques (LOCEAN), 75005, Paris, France*

**Corresponding author. Tel +33 2 98 49 88 18.*

E-mail address: mathilde.cadier@laposte.net

Highlights

- First biogeochemical modeling study of the Iroise Sea ecosystem
- Distinct impacts of a tidal front on the distribution of ecosystem communities
- Enhanced coexistence among large and small size class is simulated at the location of the tidal front

Abstract

Understanding the dynamic interplay between physical, biogeochemical and biological processes represents a key challenge in oceanography, particularly in shelf seas where complex hydrodynamics are likely to drive nutrient distribution and niche partitioning of phytoplankton communities. The Iroise Sea includes a tidal front called the 'Ushant Front' that undergoes a pronounced seasonal cycle, with a marked signal during the summer. These characteristics as well as relatively good observational sampling make it a region of choice to study processes impacting phytoplankton dynamics. This innovative modeling study employs a phytoplankton-diversity model, coupled to a regional circulation model to explore mechanisms that alter biogeography of phytoplankton in this highly dynamic environment. Phytoplankton assemblages are mainly influenced by the depth of the mixed layer on a seasonal time scale. Indeed, solar incident irradiance is a limiting resource for phototrophic growth and small phytoplankton cells are advantaged over larger cells. This phenomenon is particularly relevant when vertical mixing is intense, such as during winter and early spring. Relaxation of wind-induced mixing in April causes an improvement of irradiance experienced by cells across the whole study area. This leads, in late spring, to a competitive advantage of larger functional groups such as diatoms as long as the nutrient supply is sufficient. This dominance of large, fast-growing autotrophic cells is also maintained during summer in the productive tidally-mixed shelf waters. In the oligotrophic surface layer of the western part of the Iroise Sea, small cells coexist in a greater proportion with large, nutrient limited cells. The productive Ushant tidal front's region ($1800 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ between August and September) is also characterized by a high degree of coexistence between three functional groups (diatoms, micro/nano-flagellates and small eukaryotes/cyanobacteria). Consistent with previous studies, the biogeography of phytoplankton functional types at the Ushant front during summer displays an intermediate community composition between contrasted sub-regions on either side of the front. Strong mixing conditions within the frontal sub-region result in a short residence time of water masses, not allowing speciation or long term adaptation to occur.

Keywords: Iroise Sea - Tidal mixing Front – Biogeochemical modeling – Phytoplankton - Functional groups – Seasonal cycle

4.2.1 Introduction

Temperate coastal areas are highly productive systems which support complex trophic networks. Understanding these coveted ecosystems with particular interests such as fisheries, aquaculture, and marine protected areas, is valuable for their sustainable management. Dynamic physical features (e.g. submesoscale structures, filaments and fronts) impact coastal ecosystems making them highly heterogeneous areas and hosting very diverse communities of species. Hydrodynamic variability through time and space results in various ecological niches occupied by different primary producer communities whose physiological characteristics (e.g. life-history traits) are mainly driven by light and/or nutrient availability together with predation pressure by grazers [Margalef, 1978].

Among heterogeneous coastal environments, the Iroise Sea is one of the major tidal front ecosystems in the world. Located along the western coast of France (North-East Atlantic) (fig. 1, a), this shelf sea exhibits a strong seasonal cycle driven by the interplay between atmospheric forcing and tidal currents over the shallow sea floor above the continental shelf [Le Fèvre and Grall, 1970; Mariette *et al.*, 1982]. During the summer season (May to October), the Ushant tidal front separates thermally stratified oceanic waters to its west from homogeneous, tidally mixed waters near the coast [Le Fèvre *et al.*, 1983; Mariette and Le Cann, 1985]. This hydrographic structure has been explored extensively for its strong influence on the Iroise Sea ecosystem, both in terms of physical properties and biological features. At the front location, horizontal density gradients at the surface and bottom are in opposite direction, inducing geostrophic instabilities, strong cross-frontal currents and cyclonic eddies with a few days lifetime [Pingree, 1978]. As is typical for tidal front regions [Franks, 1992; Holligan *et al.*, 1984], a well-established phytoplankton bloom is observed at the Ushant front location during this period [Le Corre and L'Helguen, 1993].

In terms of community composition, diatoms have been shown to be the most abundant photosynthetic organisms in the well-mixed waters (east of the front), whereas small flagellates are dominant in the oligotrophic surface waters to the west. In the latter region, a sub-surface chlorophyll maximum exists and comprises a mixture of diatoms and dinoflagellates that are also found in large proportions in the frontal area [Pingree *et al.*, 1978].

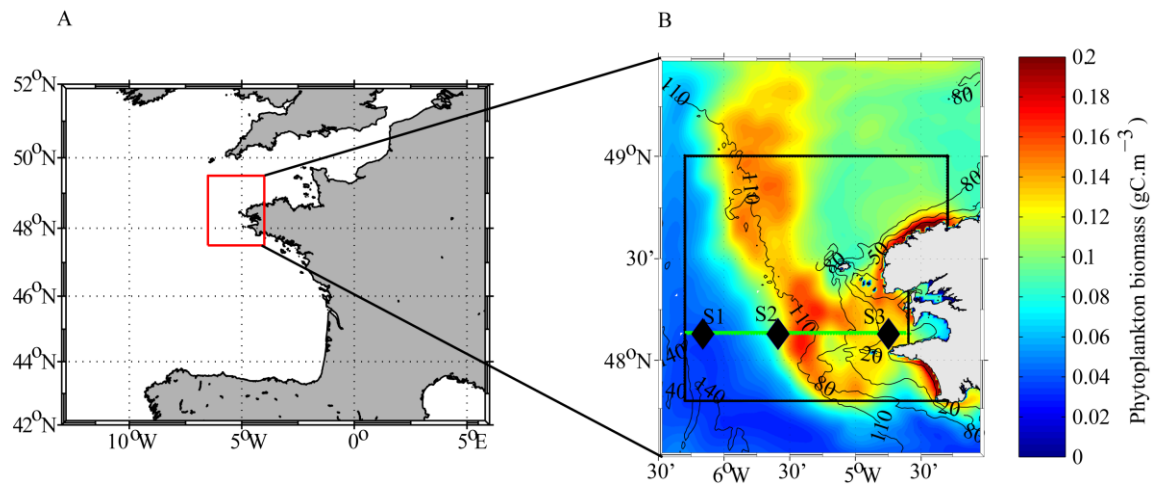


Figure 4.1 : Location of the study area. (A) position of the Iroise sea in the North East Atlantic Ocean (France). Modeling area's exact boundaries are defined by the red box. (B) bathymetry (m) (black contours) over the surface total phytoplankton concentrations during summer (August-September). The zonal section used in figures 4-8 (vertical sections) and figures 9 and 12 (Hovmöller diagrams) is drawn in green. Stations 1 to 3 used in figure 5 and 16 are plot by black diamonds. The black box is the contour of the study area used to compute diagnostics and following figures

Recently, several field programs (FroMVar cruises) have produced a more complete description of the frontal structure and residual circulation during the spring/neap tide cycle [Le Boyer *et al.*, 2009]. Using an imaging method (Video-Fluorescence analyzer) method, Landeira *et al.*, [2014] proposed to relate the abundance and size of phytoplankton (predominantly chain-forming diatoms) to physical properties (e.g. vertical mixing) in the Ushant front area. Their encouraging results showed plasticity in the length of diatom chains following changes in turbulence and vertical nitrate fluxes. Compared to neap tide conditions, the spring tide conditions seem to favor longer (although less numerous) chains.

The highly dynamic behavior and spatial heterogeneity of the Ushant front environment, combined with a good knowledge of physical processes in the region, make the Iroise Sea ecosystem particularly suitable for a modeling study of the influence of biophysical interactions on the phytoplankton communities' structure.

In this context, the aim of this paper is to provide a complementary, numerical approach to better understand the spatial and temporal variations of the Iroise sea/Ushant front

biogeochemical and ecological characteristics in relation to physical properties over a seasonal cycle. This study is the first realistic biogeochemical modeling exercise focusing on this region (i.e. observational data of various origins are used to validate the simulations). Particular attention is placed on the identification and understanding of physical and biological processes through which successions and spatial distributions of major phytoplankton groups occur in this highly dynamic, seasonally variable tidal environment. More precisely, the main scientific questions addressed in this study are (i) how are phytoplankton communities driven by hydrodynamical properties of the Iroise Sea water masses over a seasonal cycle? and (ii) what is the influence of the frontal area on ecosystem properties (e.g. phototrophic biomass, primary production and plankton functional groups distribution) ?

To address these questions, we use the phytoplankton-diversity model DARWIN, which accounts for a large number of phytoplankton phenotypes [Follows *et al.*, 2007]. The present study, which concerns mainly the bioregionalisation of the functional diversity, is the first of two papers; the second addresses diversity within the various functional groups (i.e. phenotypic diversity) [Cadier *et al.*, *subm.*]. Moreover, the DARWIN model allows the simulation of phytoplankton's broad range of growth strategies (phenotypes) within functional groups. The whole emerging community is then selected through environmental pressure. Contrary to classic 'plankton functional types' models, DARWIN thus minimizes the number of assumptions constraining model parameters as it does not require the choice of unique growth parameters values in each functional group.

4.2.2 Material and methods

4.2.2.1 Model formulations

To characterize the seasonal and spatial variations of dominant biogeochemical properties and ecological processes (i.e. competition and selection within the phytoplankton communities), a coupled physical/ecosystem model using the ROMS (Regional Ocean Modelling System) circulation model [Shchepetkin and McWilliams, 2005] and a 'plankton-diversity' based model (DARWIN) derived from Follows *et al.* [2007] have been employed. The biogeochemical model is run online with the physical model with a common short time step of 100 seconds.

a Physical model configuration

The IRD-INRIA version of the Regional Ocean Modelling system (ROMS-AGRIF [Penven *et al.*, 2006]) is applied to the Iroise Sea to simulate its general circulation and physical features. ROMS-AGRIF is a split-explicit, free-surface oceanic model. Several factors make this circulation model highly suitable for coastal/regional applications: (i) terrain-following, curvilinear vertical coordinates, (ii) high order lateral advection schemes (third-order upstream-biased scheme for momentum, temperature and salinity and a Weighted-Essentially-Non-Oscillatory fifth-order scheme [Liu *et al.*, 1994; Jiang et Shu, 1996] for biogeochemical tracers), and (iii) a high performance mixing/turbulence closure scheme (non-local, K-Profile planetary (KPP) boundary layer scheme [Large *et al.*, 1994]). In the present study, our model configuration has 30 vertical sigma levels whose depths are dependent on the water column depth. The minimum layer-thickness is about 50 cm nearshore (with a 15 m water column depth).

ROMS uses an Arakawa type C grid. The modeled domain extends from 47.5°N to 49.5°N in latitude and 6.5°W to 4.5°W in longitude (fig. 1, b) at a horizontal resolution of 1.5 km. Topographic data were provided by the SHOM ('Service Hydrographique et Océanographique de la Marine').

The IRD-INRIA version of the Regional Ocean Modelling system (ROMS-AGRIF [Penven *et al.*, 2006]) is applied to the Iroise Sea to simulate its general circulation and physical features. ROMS-AGRIF is a split-explicit, free-surface oceanic model. Several factors make this circulation model highly suitable for coastal/regional applications: (i) terrain-following, curvilinear vertical coordinates, (ii) high order lateral advection schemes (third-order upstream-biased scheme for momentum, temperature and salinity and a Weighted-Essentially-Non-Oscillatory fifth-order scheme [Liu *et al.*, 1994; Jiang et Shu, 1996] for biogeochemical tracers), and (iii) a high performance mixing/turbulence closure scheme (non-local, K-Profile planetary (KPP) boundary layer scheme [Large *et al.*, 1994]). In the present study, our model configuration has 30 vertical sigma levels whose depths are dependent on the water column depth. The minimum layer-thickness is about 50 cm nearshore (with a 15 m water column depth).

ROMS uses an Arakawa type C grid. The modeled domain extends from 47.5°N to 49.5°N in latitude and 6.5°W to 4.5°W in longitude (fig. 1, b) at a horizontal resolution of 1.5 km. Topographic data were provided by the SHOM ('Service Hydrographique et Océanographique de la Marine').

b Biogeochemical model

The physical model has been coupled to a biogeochemical, NPZD-type model (fig.2) which simulates some degree of phenotypic biodiversity among phytoplankton. Initially described in Follows *et al.*, [2007], this '*Everything Is Everywhere*' model allows the phytoplankton community to self-assemble according to environmental constraints (physical and biogeochemical properties) including biological interactions associated with interspecific competition and prey/predator relationships. The model simulates phytoplankton primary production based on local concentrations of phosphate, silicate, nitrate, nitrite and ammonium.

A large number (120) of phytoplankton phenotypes is initialized and evenly distributed between two size-classes, microphytoplankton ($\sim 10 \mu\text{m}$ Equivalent Spherical Diameter (ESD)) and picophytoplankton ($\sim 1 \mu\text{m}$ ESD). Each size-class is subsequently subdivided into two functional groups (fig. 2). A microphytoplankton group includes diatoms (that require silicate for growth) and LND ('Large Non-Diatoms'); picoplankton are divided evenly between *Prochlorococcus*-like phytoplankton (PLP) which do not use nitrate and nitrites [Moore *et al.*, 2002] and SNP ('small non *Prochlorococcus*') which use all three sources of inorganic nitrogen.

Each of the four functional groups is composed of 30 phenotypes, distinguished from each other by distinct growth parameters, affinity for nutrients and light and optimal temperature. Physiological parameters such as nutrient half saturation constants and light sensitivity are stochastically chosen for every phenotype depending on their functional group with theoretical allometric considerations. This method restricts values of phenotype parameters to lie within a defined range for each functional group (see appendix).

Growth rate and nutrients half saturation

Unlike resource affinity and sensitivity to temperature and light, the maximum intrinsic growth rate is considered to be constant for all phenotypes of a given functional group but varies between functional groups [Follows *et al.*, 2007]. Thereby, large phytoplankton (i.e. diatoms and LND) exhibit a higher maximum growth rate but a lower affinity for nutrients ('r' strategy) [Furnas, 1990; Litchman *et al.*, 2007] while smaller cells (SNP and PLP) are less competitive under nutrient saturating conditions but show a higher affinity for the substrate that make them more efficient under oligotrophic conditions ('K' strategy').

The increase in the maximum growth rate with increasing body size between functional groups is motivated by the fact that, below a size of $\sim 5 \mu\text{m}$ ESD, an increase in cell size is shown to be linked to an increase in growth efficiency [Chen and Liu, 2010; Marañón *et al.*, 2013]. Noticeably, a negative correlation between cell size and growth rate is sometimes observed but rather concerns taxa within a single phylogenetic group such as the diatoms where some larger species possess a lower growth rate compared with smaller cells [Raven *et al.*, 2005; Irwin *et al.*, 2006].

Moreover, many studies [Chan, 1980; Furnas, 1990; Litchman *et al.*, 2007] report that, for a same size, diatoms generally have a higher growth rate than other phytoplankton types. Therefore, within the large size class, modeled diatoms are assigned a higher maximum growth rate than LND.

Those maximum daily phytoplankton growth rates in this study are those used in Goebel *et al.*, [2010] which focused also on a coastal region unlike the global study of Follows *et al.*, [2007]. Indeed, phytoplankton grows generally faster in coastal region than in pelagic ecosystems [Eppley & Thomas, 1969].

Half-saturation constants (κ) for nutrients for the two large phytoplankton groups have been parameterized specifically for this study. They have been modified from Follows *et al.*, [2007] ($0.56\text{-}0.88 \text{ mmolN.m}^{-3}$) toward higher values (i.e. $0.8\text{-}1.12 \text{ mmolN.m}^{-3}$ for NO_3) in order to represent high κ observed for coastal species compared to offshore species. As an example, Eppley and Thomas [1969] measured nitrate half saturation constant for growth around $1.2\text{-}1.5 \text{ mmolN.m}^{-3}$ for *A. japonica* diatoms while a more pelagic species (*C. gracilis*) has a κ of 0.2 mmolN.m^{-3} .

Light sensitivity

Large phytoplankton groups are given higher light requirements than smaller ones in our model. Consequently, small-size cells are generally able to grow under lower light levels than larger phototrophic cells [Glover *et al.*, 1987; Edwards *et al.*, 2015]. This parameterization is based on a process, already stressed in the seminal work of Follows *et al.*, [2007], related to the negative impact of the packaging effect of pigments on the efficiency of photosynthesis in large cells [Falkowski and Raven, 1997; Finkel, 2001]. However, localization of diatoms in low light environments at the global scale has received attention lately [Brun *et al.*, 2015], but it is yet unclear if their presence is related to low light requirements of some diatom species or the collocation of high nutrient concentrations in low light regions.

In the model, the growth rate sensitivity for light is governed by two parameters for each functional group according to the assumption discussed in the previous paragraph. First, k_{par} defines the increase in growth rate with increasing light at low levels of irradiation. Conversely, k_{inhib} corresponds to the decrease of photosynthesis due to photo-inhibition at very high light intensities. To account for the light response of temperate coastal phytoplankton, these parameters have been modified slightly from Follows *et al.* [2007]. More precisely, the k_{par} parameter for diatoms and LND have been adjusted using experimental values published by Maguer *et al.*, [2011] to fit the optimum light required by large phytoplankton cells to perform photosynthesis in our study area (see table appendix). Owing to the lack of consensus on light inhibition that comes out to be more linked to environmental conditions of cells (acclimation) than size [Harrison and Platt, 1986; MacIntyre *et al.*, 2002], the range of photoinhibition parameter (k_{inhib}) has been set to the same value in our four functional groups ($1.10^{-3} \pm 5.10^{-5} \mu\text{Ein.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). As a consequence, small-size cells with higher k_{par} are further photo-inhibited for lower light irradiance compared to large cells.

Temperature sensitivity

Phytoplankton growth sensitivity to temperature also has no reason at present to be defined as a function of phytoplankton size. However, while *Synechococcus sp.* and small eukaryotes are ubiquitous and show a pole to pole presence [Legendre *et al.*, 1999; Zubkov *et al.*, 2000], *Prochlorococcus sp.* is encountered mainly in (sub)tropical, oligotrophic oceans where they dominate the photosynthetic biomass [Partensky *et al.*, 1999]. Indeed, no growth of *Prochlorococcus sp.* has been observed below 15°C, and this genus is logically absent from the Iroise Sea observations. Reported optimal temperature for growth is usually around 22-24°C [Suzuki *et al.*, 2003; Johnson *et al.*, 2006]. The choice was made to keep this PLP group in our simulations to maintain 'everything is everywhere' model structure with four functional groups as close as possible to previous similar studies [Follows *et al.*, 2007, Goebel *et al.*, 2010]. However, in order to take into account this physiological constraint on temperature optimum, no *Prochlorococcus sp.* analogs can be drawn with a temperature optimum under 20°C.

Particulate detrital organic matter and microphytoplankton cells only are subject to sinking. Once sinking detrital organic matter reaches the bottom of the water column, only a small fraction (5%) is effectively buried. The remaining 95% is remineralized immediately within the deepest grid cell as inorganic nutrients. This process mimics the role of the benthic trophic

chain in nutrient recycling within coastal systems [Le Pape *et al.*, 1999].

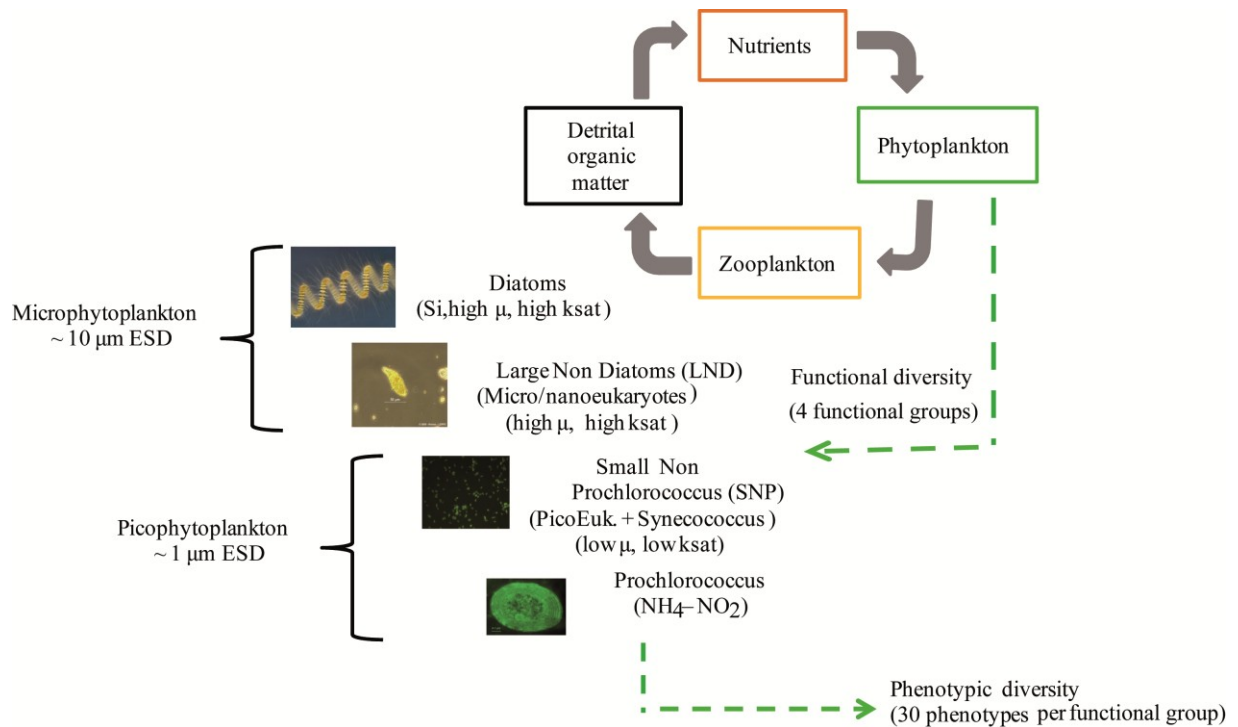


Figure 4.2 : Conceptual scheme of the biogeochemical model and its representation of phytoplanktonic diversity. (ESD) equivalent spherical diameter, (μ) maximum growth rate, ($ksat$) nutrient half-saturation constants

Once a phytoplankton phenotype is considered extinct (below a fixed threshold (C_{ext} ; table in appendix) everywhere in the model grid), it is randomly substituted by a new phenotype with a different adaptive strategy for growth but belonging to the same functional group. This new phenotype is homogeneously initialized across the whole area in a conservative way by removing material from inorganic nutrients to supply the corresponding phytoplankton compartment. In very rare cases where dissolved inorganic compartments are not sufficient, particulate organic matter or an abundant phytoplankton compartment (within the limit of 1% of the biomass) are used to enforce conservation.

The model also includes two zooplankton size classes: micro- and mesozooplankton whose diet preferences are established following prey/predator size ratios. Both feed on all phytoplankton preys and mesozooplankton also grazes on microzooplankton. Predator switching toward different available prey is set using a 'kill-the winner' (KTW) hypothesis, described in Vallina *et al.*, [2014]. The predator's preferences for the most accessible and profitable prey, is defined through the palatability parameter which depends on the predator-prey size-ratio. Picoplankton is thus more palatable for microzooplankton whereas mesozooplankton grazes preferentially on microphytoplankton. Diatoms are considered as less palatable to mesozooplankton than LND due to their shape and siliceous frustule. Detailed values of all parameters used for representing zooplankton's food preferences are given in appendix. Unlike palatability, assimilation efficiencies are made equal for all prey: a proportion of 30% of the total ingested food is effectively assimilated for both microzooplankton and mesozooplankton. This assimilation efficiency have no reason to vary with cell size or between taxa (ciliates and copepods) [Straile, 1997].

The maximum grazing rate (graz_{max}) of microzooplankton is higher than the mesozooplankton's one [Hansen *et al.*, 1997]. Conversely, the grazing half-saturation constant ($\text{ksat}_{\text{graz}}$) has been shown to be independent of body size [Hansel *et al.*, 1997] and thus does not vary across our two zooplankton size-classes ($0.07 \text{ mmolP.m}^{-3}$).

Natural mortality representing various processes (e.g., cell lysis and parasitism) is parameterized as linear with biomass for all phytoplankton and zooplankton. A classical quadratic mortality is added for mesozooplankton in order to account for density-dependent predation by higher trophic level predators. Indeed, the combination of a linear closure term with a quadratic one has been shown to reduce the occurrence of oscillatory behaviors in ecosystem models (Edwards and Yool, 2000).

Organic matter resulting from mortality, excretion and sloppy-feeding is transferred to sinking particulate organic matter and dissolved organic matter pools which are then remineralized into nutrients by implicit heterotrophic bacterial activity. The remineralization rate of dissolved organic matter of 0.2 d^{-1} (see appendix) has been increased by tenfold compared to the original value of 0.02 d^{-1} (Follows *et al.*, 2007) in order to maintain reasonable levels of inorganic nutrients available for phytoplankton growth compared to *in-situ* data. Indeed, this original value resulted in an excessively long turnover time of organic matter within the detrital dissolved pool.

Phytoplankton and zooplankton biomass are expressed in phosphorus concentrations and a constant Redfield Ratio is used to convert phosphorus-based biomass to nitrogen and carbon contents. Phytoplankton chlorophyll concentration is not explicitly simulated but calculated *a posteriori* using constant C:Chl for each functional group for comparison with observed biomass estimates. Small phytoplankton is assumed to have higher C:Chl of 300 gC.gChl^{-1} compared to LND (100 gC.gChl^{-1}) and diatoms (50 gC.gChl^{-1}) as detailed in Goebel *et al.* [2010].

For a more complete description of equations and trade-offs that are implemented in the model, see Follows *et al.*, [2007] and Dutkiewicz *et al.*, [2009]. The biogeochemical equations are the same as the ones presented in the Supporting Online Material of Follows *et al.* [2007] except for the grazing 'KTW' formulation that is similar to Vallina *et al.*, [2014]. A complete description of parameters that have been used in the present study is presented in appendix.

4.2.2.2 Initial and boundary Conditions

The surface atmospheric forcing conditions (wind stress and heat fluxes) are provided by the ALADIN atmospheric model from the French National Center for Meteorological Research (CNRM) with a spatial resolution of 0.1° and a temporal frequency of 3 hours. These fields were interpolated over the model grid with a rectangular bivariate spline function. Both short- and long-wave solar radiation are derived from the Spinning Enhanced Visible and Infrared Imager (SEVIRI) which provides 3 km resolution images every 15 minutes. These fields are used by the hydrodynamic ROMS model following the COAMPS (Coupled Ocean /

Atmosphere Mesoscale Prediction System) bulk formulation from Liu *et al.*, [1979]. A solar diurnal cycle is applied with day/night periods and the phytoplankton growth rates are thus adjusted accordingly.

Tidal forcing was added using the regional NEA (North-East Atlantic) tidal atlas T-UGOm 2D ('Toulouse Unstructured Grid Ocean model'), obtained from the POC, 'Pôle d'Océanographie Côtière de Toulouse') which represents sea surface elevation (amplitude) and barotropic tidal currents for 15 harmonics. The quarter-diurnal tidal compound M4, which is known to be of primary importance to properly simulate the tidal signal in the Bay of Biscay [Pairaud *et al.*, 2008, a, b], is included.

Consistent initial and lateral open boundary conditions were obtained from a NEMO-PISCES North-Atlantic basin simulation having a horizontal resolution of $1/4^\circ$ and temporal average saved every 5 days for both physical (temperature, salinity and flow velocities) and biogeochemical fields (NO_3 , PO_4 and SiO_2). Preliminary comparisons between NEMO-PISCES nutrient fields and a large set of historical *in-situ* data (Sourisseau, pers. comm.) have shown an underestimation of both nitrate and phosphate levels but an overestimation of silicate levels. On the basis of these observations, corrections to initial and boundary conditions from the NEMO-PISCES simulation have been implemented using constant conversion factors in time. Phytoplankton phenotypes, not simulated in the large scale simulation used for boundary conditions, are treated by a zero gradient conditions at the open boundaries.

Two rivers (Aulne and Elorn) are included in our configuration. Flow rates and water temperature were collected by the 'Agence de l'eau Loire-Bretagne' (<http://osur.eau-loire-bretagne.fr>) and nutrients (NO_3 , PO_4 and SiO_2) were supplied weekly by ECOFLUX observatory between 1998 and 2012 (<http://www-ium.univ-brest.fr/ecoflux>). A monthly climatology of these data was used in our simulations.

4.2.2.3 Numerical Implementation and experimental design

For sake of consistency between tide ranges and atmospheric and lateral forcing, we used a set of realistic forcing conditions (year 2007) rather than climatological data. Nonetheless, our goal was to reproduce a classical seasonal cycle in the Iroise Sea without claiming to simulate a particular year. This single set of forcing was repeated three times. The single

repetition is used as a spin-up. Simulating two repetitions of an identical year of forcing is sufficient for our purpose as initial conditions are lost quickly within few weeks. Indeed, we found that the second and third years were consistent in both physical and biological modeled fields. Only the third year was however retained for analysis. An ensemble of five simulations was run to account for the impact of the random initial choices for biological growth parameters.

4.2.2.4 Cluster analysis

To distinguish meaningful biogeographical provinces based on physical features within the water column, a *k-means* clustering algorithm [Jain *et al.*, 1999] was used. This partitioning method assigns data points to a pre-defined number of domains by minimizing the squared Euclidean distance between the data points within a cluster and maximizing the distance between the different clusters. Centers are initially assigned randomly among data values and are then recalculated repeatedly until convergence is achieved [Gan *et al.*, 2007]. To avoid any influence of the initial choice of centers, 10 iterations of the process are repeated and the minimum sum of distances is selected. Based on our knowledge of Iroise Sea dynamics, and as is usually done for studying tidal fronts [Videau *et al.* 1987; Sournia *et al.*, 1990], the number of domains was fixed to three sub-regions. Lateral boundary layers and shallow bays of Brest and Douarnenez (see fig.1, B), for which the model resolution is inadequate to provide good representation of open sea exchanges, were omitted from the clustering.

As the purpose of this study is to identify existing links between physical processes and biogeochemical properties, we based our clustering method on the main physical characteristics that relate to the vertical stability of the water column. This set-up leads to the identification of relevant hydrodynamical sub-regions that contrast in terms of dynamical attributes and enables us to test if these regions are also distinguished from each other for biogeochemical and ecological properties.

Variables selected to perform the *k-means* analysis are (i) the time averaged temperature difference between the bottom and surface (°C) and (ii) the maximum vertical temperature gradient (°C.m⁻¹). Due to the spatial movement of the frontal position over time and to avoid rough longitude/latitude segmentation, this clustering method was applied to monthly averaged model output. We found that the distinction between three different sub-regions by our criteria was possible between May and October.

Several tests were conducted to optimize the definition of the sub-regions. Increasing the

number of domains decreases the clustering confidence assessed by the silhouettes method, which is a measure of similarity between each point of its own cluster compared to points in other clusters [Kaufman *et al.*, 1990]. This value ranges from 1, indicating that a given point is very distant from neighboring clusters to -1, which indicates that the point is assigned to the wrong cluster. In our case, the average silhouette value of our data points is a relatively good value of 0.83 (averaged over the whole period of the Ushant Front's presence) if three clusters are chosen.

4.2.2.5 Fitness evaluation

To understand the distribution of the different modeled phytoplankton phenotypes, their relative competitive abilities have been evaluated following the resource competition theory [Tilman, 1987]. The equilibrium resource concentration of a nutrient is denoted as R^* and represents the nutrient concentration at which, for a given phytoplankton phenotype, total gains balance total losses (i.e., the net growth is equal to zero). This concentration at equilibrium can be computed for each phenotype and is determined by its characteristics including maximum growth rate (μ_{max}), half saturation constant (κ) and the rate of loss processes, such as natural and grazing mortality (m). For example, for phytoplankton j , R_j^* for phosphorus is computed as follows:

$$R_j^* = \kappa_{PO_4} * m / (\mu_{max} - m)$$

Competitive exclusion theory implies that, at equilibrium and in stable environmental conditions, the species with the lowest R^* (R_{min}^*) will be the most competitive (i.e. have the highest fitness) and other organisms will be excluded over time. This competitive exclusion occurs as long as many species are competing for a single resource. Under stationary conditions, the concentration of this resource would then be drawn down to the R_{min}^* concentration. However, the complex and dynamic behavior of environmental conditions in the ocean and the existence of many limiting resources lead to coexistence between many species into phytoplankton assemblages [Hutchinson, 1961; Chesson, 2000; Klausmeier *et al.*, 2007].

4.2.2.6 Observational data

To quantitatively evaluate model performance, output has been compared to climatological (2003-2014) temperature estimates (Sea Surface Temperature, SST) from Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi>). Surface chlorophyll estimates were also obtained from MODIS ocean color sensors data converted to chlorophyll concentrations for the 2003-2007 period following the modified OC4 algorithm proposed by Gohin *et al.*, [2002]. This algorithm has been shown to be very efficient for coastal waters for which optical properties are periodically dominated by suspended matter. This product was available with a spatial resolution of 0.015°, which is very close to our grid resolution. Model output have been interpolated over the MODIS data grid to perform these comparisons.

In addition to satellite validation, model performance simulating temperature, total chlorophyll and nutrient profiles have been assessed using a large set of *in-situ* data distributed over the whole study area (using a Seabird SBE49 CTD, Seapoint FLNTU fluorometer and nutrients obtained from a ran and Luebbe AutoAnalyser II). These data have been compiled from two different cruises (FroMVar 2007 and 2009) which took place along a transect covering all hydrographic features encountered in the Iroise sea ecosystem (48°08' N).

Finally, the phytoplankton community structure in terms of the functional groups and size was also compared to *in-situ* measurements in the coastal mixed area (data provided by 'Service d'Observation en Milieu Littoral, INSU-CNRS, Brest'). These data are sampled at high tide, at the entrance of the bay of Brest (Ste-Anne-du-Portzic: 48°21' N; 4°33' W; 10 meters depth). They are representative of water masses from outside the Bay of Brest, highly mixed by tidal currents and exchanged with the open ocean during a tidal cycle. These *in-situ* samples have been analyzed by microscopy and flow cytometry that allows discrimination and enumeration of specific subgroups based on their size and fluorescence characteristics as described in Marie *et al.*, [1999]. This latter method provides us the abundance of the smallest size class (three classes of picoplankton: *Synechococcus sp.*, *Prochlorococcus sp.*, picoeukaryotes and nanoeukaryotes) while the abundance of larger groups comes from microscopic counts. Conversion from cell abundance to carbon biomass has been performed using relationship factors from Verity *et al.*, [1992]. Results presented are weekly averages from 2009 to 2012

measurements for small cells and from 1998 to 2012 for larger ones.

4.2.3 Results

4.2.3.1 Model Validation

a Temperature distribution

The Taylor diagram (fig. 3, A) displays good agreement between model results and MODIS data for the monthly average SST distribution for well-mixed, stratified and frontal regions. The global correlation coefficient is 0.91 (i.e. whole domain labeled as 'global' in fig. 3, A). A slightly lower correlation coefficient of 0.89 is found for the mixed waters mainly corresponding to the coastal and North East areas, which are vertical homogenized by tidal currents throughout the year. This lower correlation coefficient reflects an overestimation of the temperature in the well-mixed coastal area and along the North coast by the model during summer compared to satellite data (see also fig. 4, A and B). Consequently, the standard deviation is lower in the model than in satellite data for this well-mixed region (fig. 3, A).

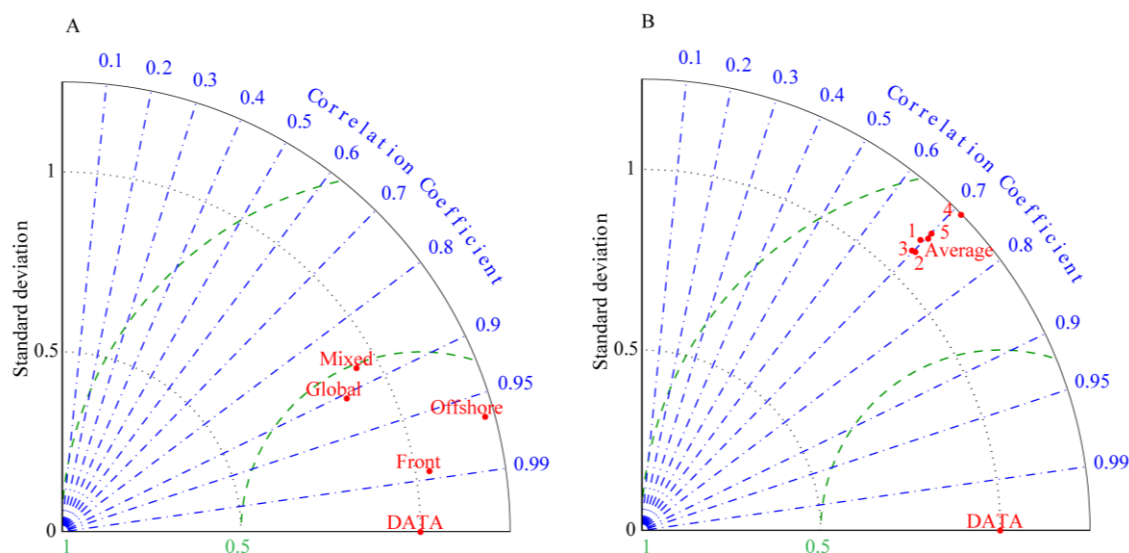


Figure 4.3 : Taylor diagrams for : (A) monthly averages of model outputs and MODIS observations of Sea Surface Temperature (°C) for the entire domain (labeled as ‘Global’ in the figure) and for the three sub-regions defined by k-means clustering analysis (Offshore, Front and Coastal-Mixed areas) and (B) year-averaged chlorophyll concentrations (mg.m⁻³) for modeled surface level and MODIS -derived data computed from the entire domain, for each of the five repetitions of the simulation and for the average simulation designed from these five repetitions (labeled as 'Average')

The main feature of interest in the Iroise Sea ecosystem, the Ushant Front, is present essentially during the summer season, with maximal intensity reached in August-September; there is a greater interest in evaluating model performance during this period than for the rest of the year. Comparison of August-September MODIS and modeled SST (fig. 4, A and B) over the entire domain reveals similar patterns. The highest surface temperature of ~18°C is found offshore, in the stratified waters to the west of the tidal front (which is located approximately along the 100 m isobath; fig. 1, B). Along the coast, surface temperature also exhibits high values inside shallow bays of Brest and Douarnenez with a temperature decrease westward. However, over continental shelf waters which are strongly mixed by the intense tidal currents east of the Ushant front, SST does not exceed 15°C. Model outputs show slightly lower amplitude of the zonal temperature gradient than satellite-derived data. The three clusters presented in figure 4 (A and B) are computed using two-month average (August-September) of physical properties and identify three different hydrodynamical regimes in terms of vertical mixing and stratification. (i) The mixed area (region A) comprises nearshore waters which exhibit weak seasonality in the deep mixed layer depth, with strong vertical mixing exerted by tidal friction along the continental shelf occurring throughout the

year and preventing seasonal stratification from forming: this mixed region concerns also the North East part of the modeled domain with depths less than 90 m and shallow waters around the islands. (ii) The stratified area (region B) corresponds to the offshore part of the Iroise Sea that is conversely characterized, during the summer, by a substantial vertical temperature gradient between surface warm waters ($\sim 17^{\circ}\text{C}$) and deep, colder waters ($\sim 13^{\circ}\text{C}$). (iii) The frontal area (region C) separates the two latter regions (A et B) and constitutes is a transitional zone where isopycnals rise to the surface.

From sea surface temperature maps (fig. 4, A and B), the modeled maximum zonal temperature gradient at the surface is located in the vicinity of the front predicted by *k-means* analysis. However, this modeled maximum horizontal SST gradient (i.e. frontal area) occurs to the west of that identified in satellite-based climatological data, indicating a zonal shift in the front position between model output and satellite-derived data.

The vertical modeled temperature structure in September (monthly average) along the $48^{\circ}08'\text{N}$ transect (fig. 4,C) is consistent with *in-situ* data sampled during two FroMVar cruises carried out in the Ushant Front area in September 2007 [Le Boyer *et al.*, 2009] and September 2009 [Schultes *et al.*, 2013 and Landeira *et al.*, 2014]. The maximum temperature found above the thermocline in region B is close to observations ($\sim 17^{\circ}\text{C}$). The vertical temperature structure simulated by the model exhibits a shift between the position of the surface front ($\sim 5^{\circ}30'\text{W}$) and the eastward position of the bottom front ($\sim 5^{\circ}10'\text{W}$) (fig. 4, C). Unlike satellite data (fig. 4, A), the surface front zonal position in *in-situ* data at $48^{\circ}08'\text{N}$, fits with modeled surface front position, within expected limits from the clustering analysis (fig.4, C).

Modeled temperature in well-mixed waters ($15.5\text{--}16^{\circ}\text{C}$) is slightly overestimated compared to observed values ($< 14.5^{\circ}\text{C}$), leading to a weaker zonal gradient in the model than in data between the mixed and stratified regions at the surface and a conversely steeper modeled zonal gradient at depths exceeding 30 m. Consequently, the position of the bottom is less apparent in FroMVar data than in model output (fig. 4, C).

Furthermore, the thermocline in the seasonally stratified part of the Iroise Sea ($\sim 6^{\circ}12'\text{W}$) is deeper in cruise data ($\sim 45\text{--}50\text{ m}$) than in model output ($\sim 30\text{--}35\text{ m}$). For both model and *in-situ* data, the thermocline becomes shallower as one moves eastward, from the offshore stratified portion of the Iroise Sea to the surface front position ($\sim 5^{\circ}30'\text{W}$) where it reaches the surface [Le Boyer *et al.*, 2009].

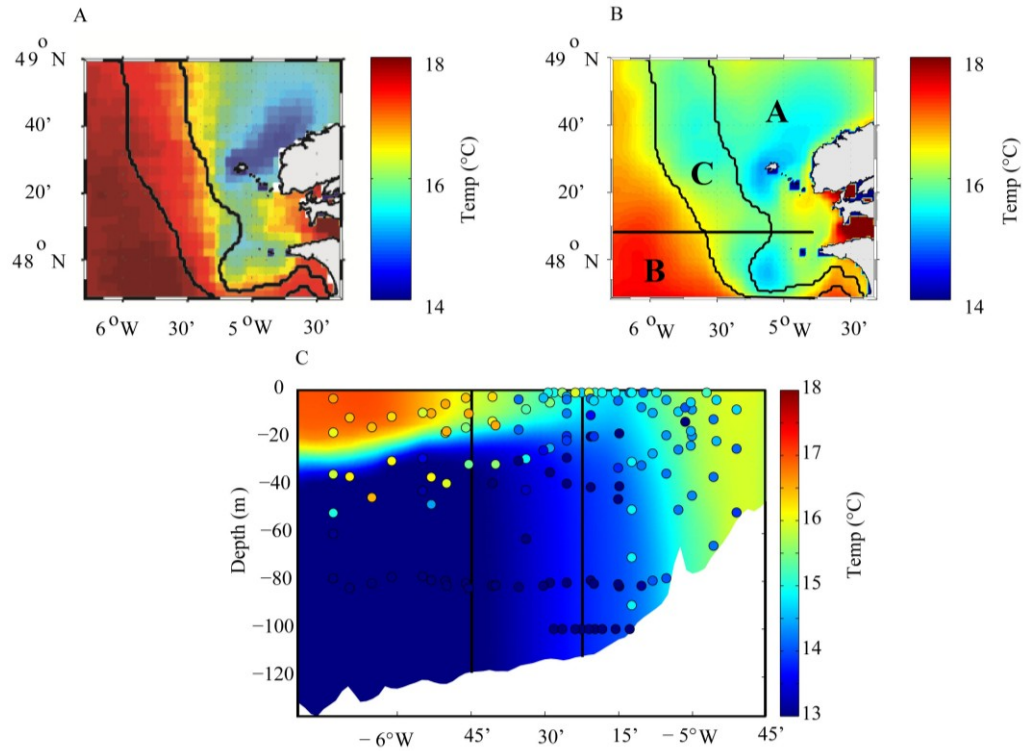


Figure 4.4 : Sea Surface Temperature from (A) satellite MODIS climatological data and (B) model output during the summer (August-September average). (C) Vertical distribution of modeled temperature along the 48°08'N transect (black line in B) in September (monthly average) with in-situ data sampled during the FroMVar cruises (September 13 to September 15, 2007 and 19 to 29 September 2009). The contours of the three sub-regions coming from the k-means clustering analysis (computed from August-September averages of physical fields) are drawn on each panel (black lines). A: well-mixed coastal waters; B: offshore stratified waters and C : frontal area

b Biogeochemical robustness among simulations

Simulated phytoplankton community has emergent characteristics in terms of biogeography and diversity that could be related partly to randomly assigned specific traits at initialization. To ensure the robustness of our results, we tested five realizations of the simulation using different initialization of phenotypes (see 2.3) and assessed the similarities of their results.

For this purpose, annual mean, spatially distributed surface chlorophyll distributions for the five simulations were compared to the most extensive data set provided by satellite [Gohin *et al.*, 2002] (fig. 3, B). All simulations have similar correlation coefficients (~ 0.7) although their standard deviations exhibit some scatter. The ensemble average normalized standard deviation is 1.136 times the standard deviation found in the MODIS estimated chlorophyll

data. Thus, all runs lead to similar results in terms of their annually averaged total chlorophyll distribution despite their differences in initially assigned phenotypes. Therefore, subsequently presented results are based on the ensemble average between each of the five realizations of the simulation.

c Chlorophyll distribution

During summer (August-September average) (fig. 5, A and B), the highest surface biomass is clearly found at the Ushant front in both model output and the satellite-derived dataset but the largest chlorophyll concentrations are greater in model output ($>1.5 \text{ mg.m}^{-3}$) than in the data ($\sim 1.2 \text{ mg.m}^{-3}$). For both satellite fields and model output, the north-east part of the domain reveals an intermediate level of total chlorophyll concentration (~ 0.8 to 1 mg.m^{-3}) whereas offshore oligotrophic surface waters exhibit very low chlorophyll levels.

The vertical chlorophyll structure along the $48^{\circ}08'N$ transect during September (monthly average) is shown in fig.5, C. Modeled chlorophyll levels exceeding 2 mgChl.m^{-3} are encountered at the surface near the position of the front. Values of the same order of magnitude were measured during the FroMVar cruises. Conversely, the mixed water column east of the front has modestly higher levels of chlorophyll in the model output ($\sim 1 \text{ mgChl.m}^{-3}$ for depths between 50 and 80m at $\sim 5^{\circ}10'W$) compared to *in-situ* data ($<0.8 \text{ mgChl.m}^{-3}$). In offshore, stratified waters, the surface mixed layer depth is shallower in the model than in data and chlorophyll levels are underestimated (0.8 mgChl.m^{-3} in the Deep Chlorophyll Maximum (DCM) for the model compared to $>1.5 \text{ mgChl.m}^{-3}$ within DCM during the FroMVar cruises; see also fig. 5, D).

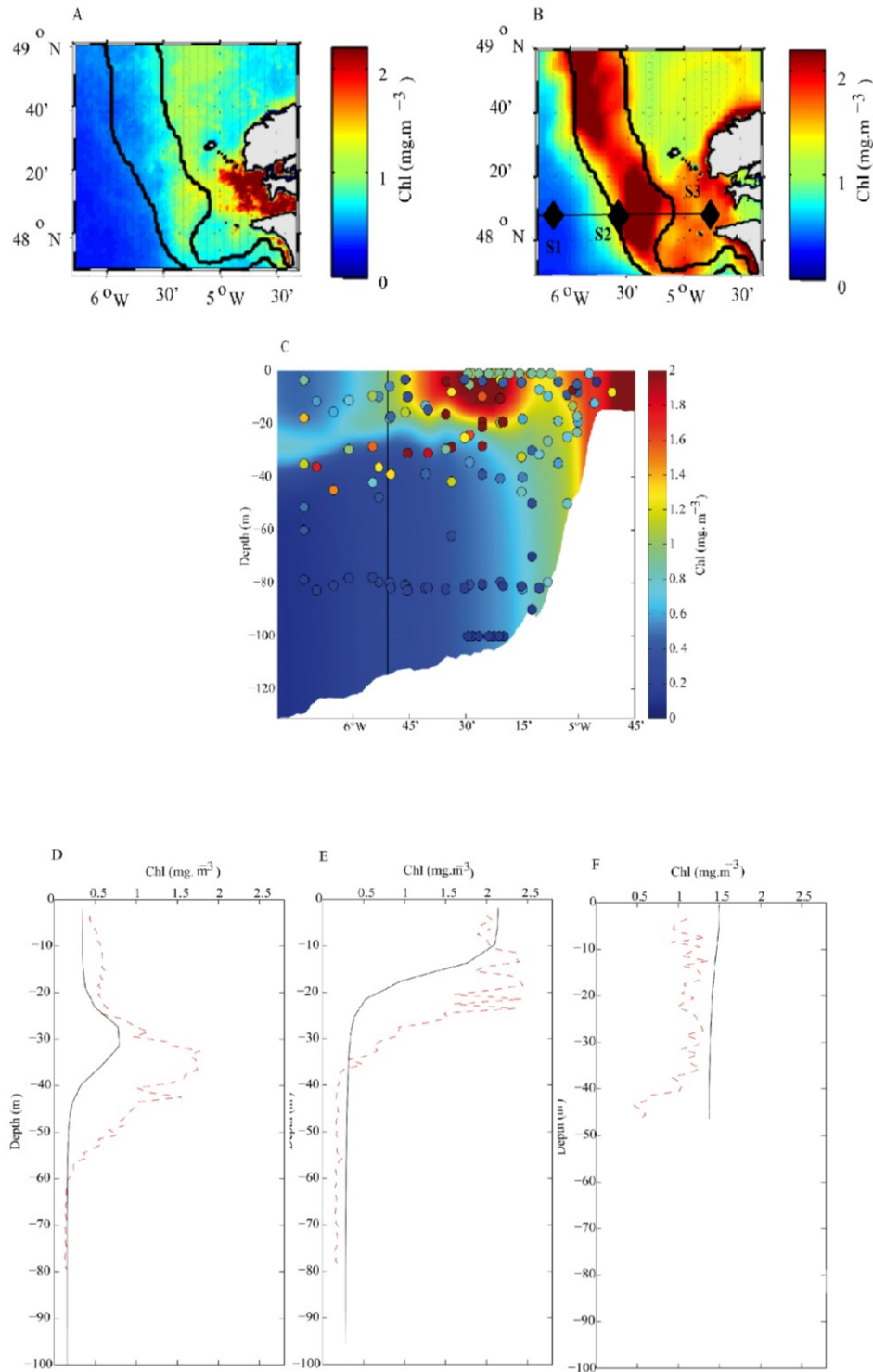


Figure 4.5 : Surface chlorophyll concentrations from (A) satellite MODIS climatological data and (B) model output during the summer (August-September average). (C) Vertical distribution of modeled chlorophyll along the 48°08'N transect (black line in B) in September (monthly average) with in-situ data sampled during the FromVar cruises (September 13 to September 15, 2007 and 19 to 29 September 2009). Chlorophyll concentrations vertical profiles at (D) station 1: 48°08'N; -6°10'W; 19 September 2009, (E) station 2: 48°08'N; -5°35'W; 28 September 2009 and (F) station 3: 48°08'N; -4°45'W; 29 September 2007 of the 48°08' N transect for both in-situ data (dotted red line) and model output (black solid line) (see panel B for station locations). The contours of the three sub-regions coming from the k-means clustering analysis (computed from August-September averages of physical fields) are drawn on each panel (black lines)

Three stations selected from the 48°08' transect (fig. 5, D to F) exhibit very different vertical profiles of total chlorophyll, and this vertical structure is quite similar between model output and *in-situ* data. The eastern station (fig. 5 F: 48°08'N; 4°45'W) reveals a homogeneous, well-mixed water column with chlorophyll concentrations of about 1.2 mg.m^{-3} . The other two profiles (fig. 5. D and E) show a DCM which is shallower near the Ushant Front (fig. 5. E: 48°08'N; -5°35'W) than in the offshore station (fig. 5. D: 48°08'N; -6°10'W). Surface waters within the Ushant front show the highest levels of chlorophyll (2 to 2.5 mgChl.m^{-3}) and concentrations decrease with depth to less than 0.5 mgChl.m^{-3} in the light-limited, deep layer (fig. 5, E). This high-chlorophyll surface layer is approximately 10 meters thicker in the data ($\sim 30 \text{ m}$) than in the model output ($\sim 20 \text{ m}$).

d Nutrient distributions

The overall vertical structure of nutrients in our simulations (fig. 6) is in agreement with *in-situ* data showing a general depletion of the three major nutrients (NO_3 , PO_4 and SiO_2) in the surface layer of the open ocean (west of the front; region B) during the summer. In the deep layer of these stratified waters (whose upper limit is deeper in observations compared to model output), nutrient concentrations are high as phytoplankton growth is light limited and chlorophyll levels are low (fig. 5, C and D). In the coastal well-mixed region (region A and to a lesser extent in the region B and C), nitrate concentrations ($\sim 5 \text{ mmol.m}^{-3}$) are slightly overestimated by the model (fig. 6, A) when compared to *in-situ* data (3 to 4 mmol.m^{-3}) while silicate (fig.6, C: $\sim 1.5 \text{ mmol.m}^{-3}$) and phosphate concentrations (fig.6 B: $\sim 0.2 \text{ mmol.m}^{-3}$) are slightly underestimated.

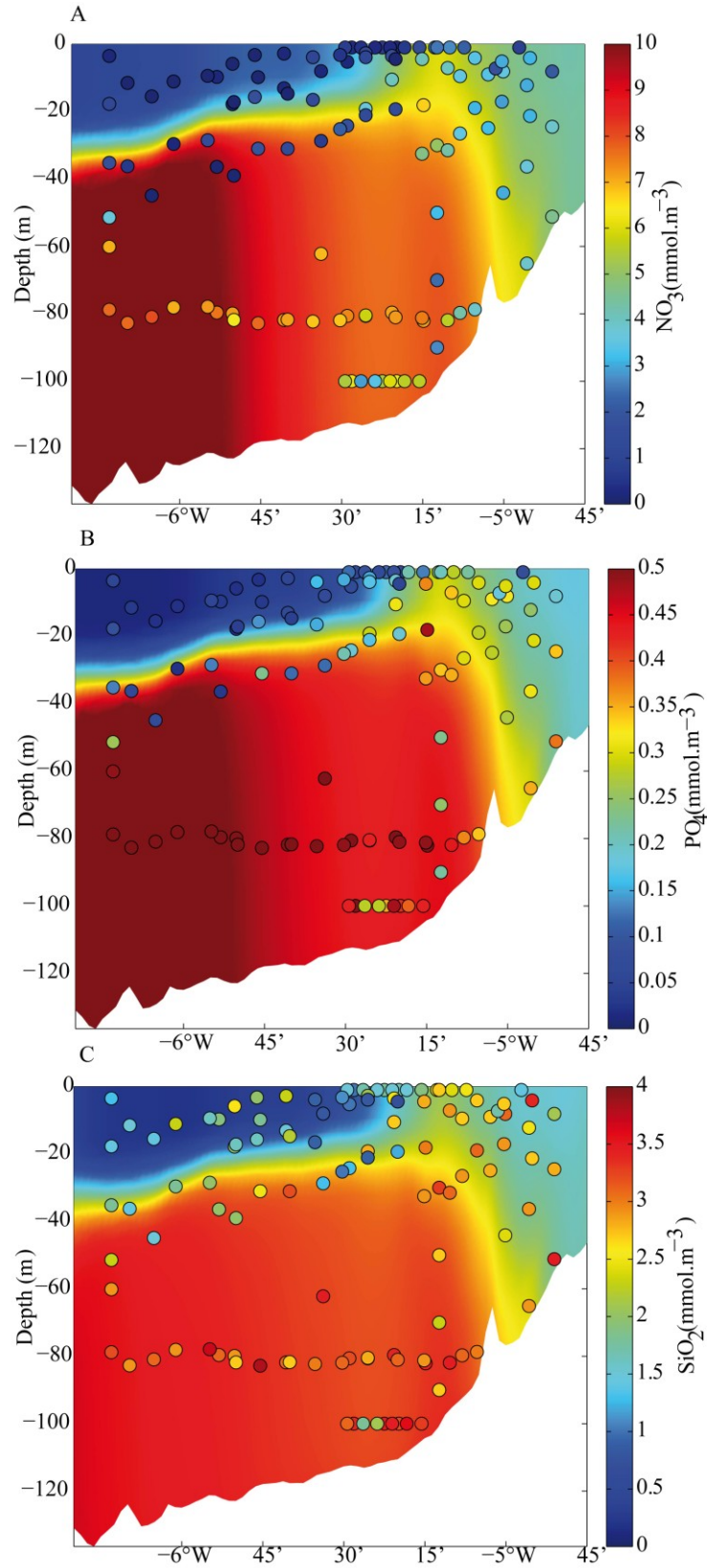


Figure 4.6 : In-situ concentrations of main macronutrients (A) nitrates; (B) phosphate and (C) silicates (scattered circles) sampled during the FroMVar cruises (September 13 to September 15, 2007 and 19 to 29 September 2009) superimposed to simulated summer concentrations (August-September average) along the 48°08' N transect (see fig. 1)

e Primary production

In the August-September average, vertically integrated chlorophyll-based biomass from our model (fig. 7, A) is largest in the frontal area and in the north-east part of the domain ($70\text{--}80 \text{ mgChl.m}^{-2}$). Similarly, maximum values of daily primary production (fig. 7, B) occur near the front and in the well-mixed waters of region A, over the continental shelf. Highest values are found along the north coast where it reaches more than $1500 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$.

The vertical structure of chlorophyll and primary production is however significantly different. Highest levels of chlorophyll are restricted to the surface portion of the Ushant Front and to a lesser extent to the offshore DCM and the well-mixed area. In contrast, the Ushant surface front is characterized by lower levels of production ($\sim 30\text{--}40 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{d}^{-1}$; fig. 7, C) than adjacent coastal mixed waters ($> 70 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{d}^{-1}$ at depth between 0 and 20 meters). Thus, total chlorophyll and primary production exhibit a reversed surface gradient between the eastern mixed water (region A) and the frontal sub-region (region C) (fig. 5, C and 7, C). Also, phytoplankton biomass is vertically homogenized over the whole water column on the mixed side of the front whereas primary production occurs mainly in the upper (well lit) part of the water column (fig. 7, C). For both biomass and primary production, lowest values are simulated in surface waters of the oligotrophic, offshore area (region B).

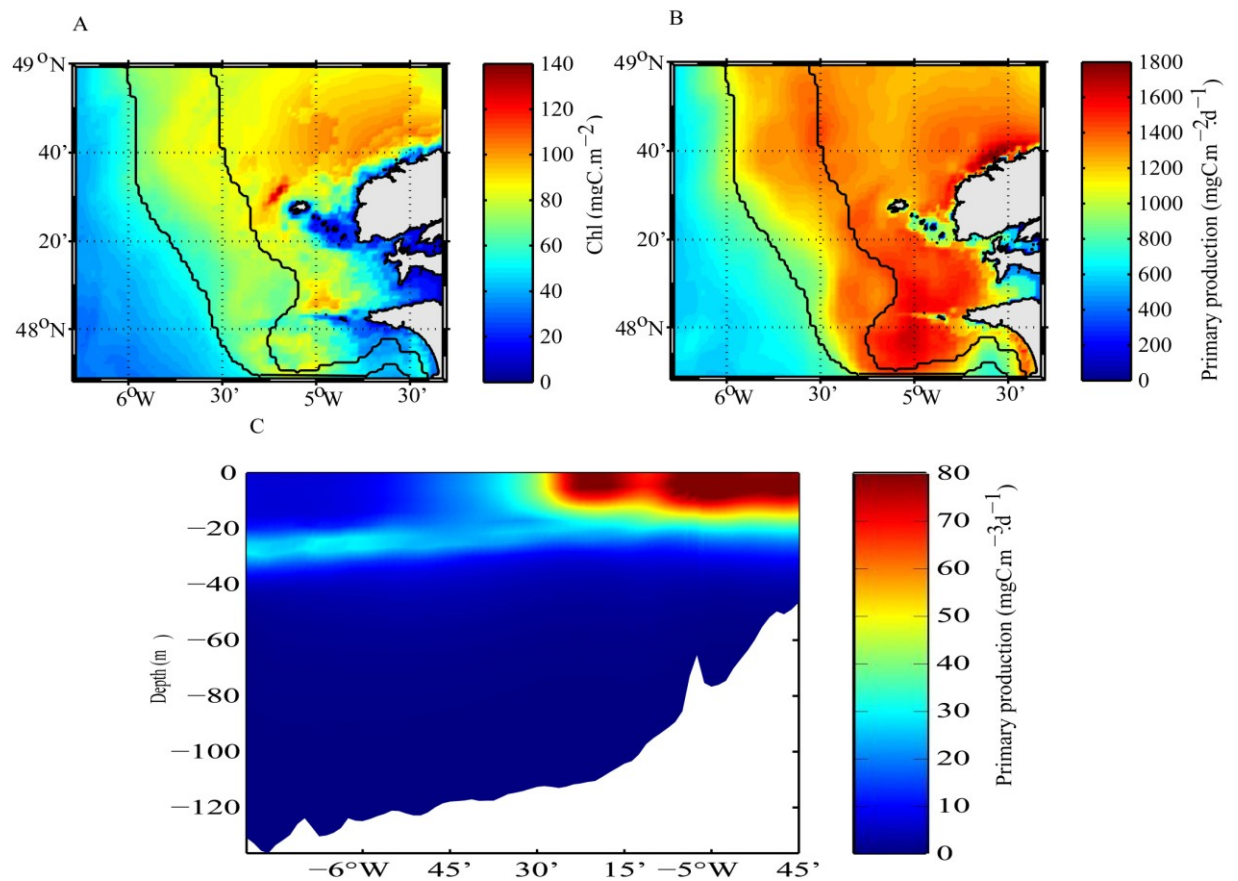


Figure 4.7 : Vertically integrated (A) chlorophyll concentrations and (B) primary production during the summer (August-September average). C: Vertical distribution of modeled primary production along the 48°08'N transect (see fig. 1) in September. Black contours on panels A and B are the limits of the three clusters coming from the k-means analysis (August-September average)

f Assimilation number

The vertically averaged assimilation number (i.e. photosynthetic rate per unit amount of chlorophyll) decreases from the open sea to the Ushant Front (region C), where it reaches its lowest values ($0.4 \text{ mgC.mgChl}^{-1}.\text{h}^{-1}$; fig. 8, A) associated to low vertically average photosynthetic available light of $\sim 100 \text{ W.m}^{-2}$ over the 0-20m upper layer (fig. 8, B). Indeed, despite very high phytoplankton biomass (fig. 5), the modeled carbon fixation at the surface of the Ushant front does not exceed $1 \text{ mgC.mgChl}^{-1}.\text{h}^{-1}$ (fig. 8, C). Modeled maximum vertically averaged values of $\sim 1.2 \text{ mgC.mgChl}^{-1}.\text{h}^{-1}$ are found in shallow near-shore waters and around the islands (fig. 8, A).

Indeed, along the 48°08'N transect (fig. 8, C), high assimilation numbers (more than 2

mgC.mgChl⁻¹.h⁻¹) are found in the surface layer of the well-mixed waters nearshore (region A), correlated with maximal primary production values (fig. 7, C). Finally, the DCM in the stratified west waters offshore (region B) shows intermediate assimilation number values of ~1.2 mgC.mgChl⁻¹.h⁻¹.

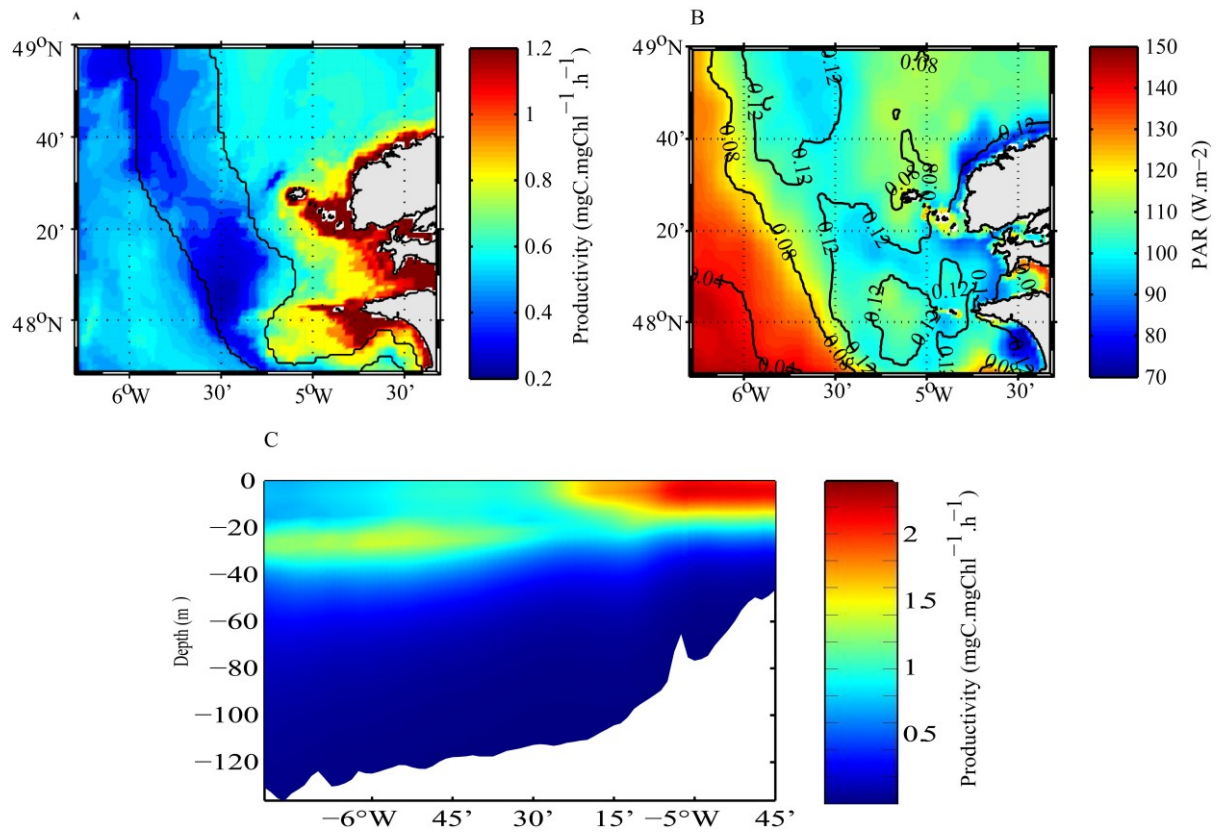


Figure 4.8 : (A) Vertically averaged assimilation number during the summer with limits of the three clusters coming from the *k-means* analysis (August-September average). (B) 0-20m average Photosynthetic Available Radiation (contours are total phytoplankton biomass (gC.m⁻²). (C) Vertical distribution of assimilation number along the 48°08'N transect (see

4.2.3.2 Seasonal patterns and bioregionalization of total chlorophyll

As shown in the Hovmöller diagram at 48°08'N (fig. 9), the modeled phytoplankton bloom is initiated at the end of winter (February) within the coastal strip (fig. 9, B). It occurs later (April-May) but with greater intensity in the surface of the western/offshore part of the domain for both model output and satellite data. This process occurs as days-length gradually extends and stratification is developing, leading to better light availability for photosynthesis which was light-limited during the winter in deep waters. In April and May, the presence of nutrients combined with sufficient light irradiance in the surface layer of the offshore stratified water column enables photosynthesis to occur. Chlorophyll concentrations reach levels of 2.5 mg.m^{-3} . The surface layer becomes then oligotrophic relatively quickly and simulated chlorophyll levels fall close to zero in June. This collapse occurs earlier in satellite data (beginning of May) than in model output (fig. 9).

From June to August, phototrophic biomass is mainly confined to the coastal area, supported by relatively high levels of nutrients (fig. 6) supplied by local remineralization in the whole tidally mixed water column. Modeled summer concentrations are around $1\text{--}1.5 \text{ mg Chla.m}^{-3}$, slightly higher than satellite estimates, as previously noted. Near the end of the summer period (late August), the modeled frontal position shifts westward while winds promote increased mixing over the continental slope. In September-October, high levels of total chlorophyll (comparable to those of spring bloom) are simulated within the Ushant front, which is located to the west of its satellite-derived counterpart.

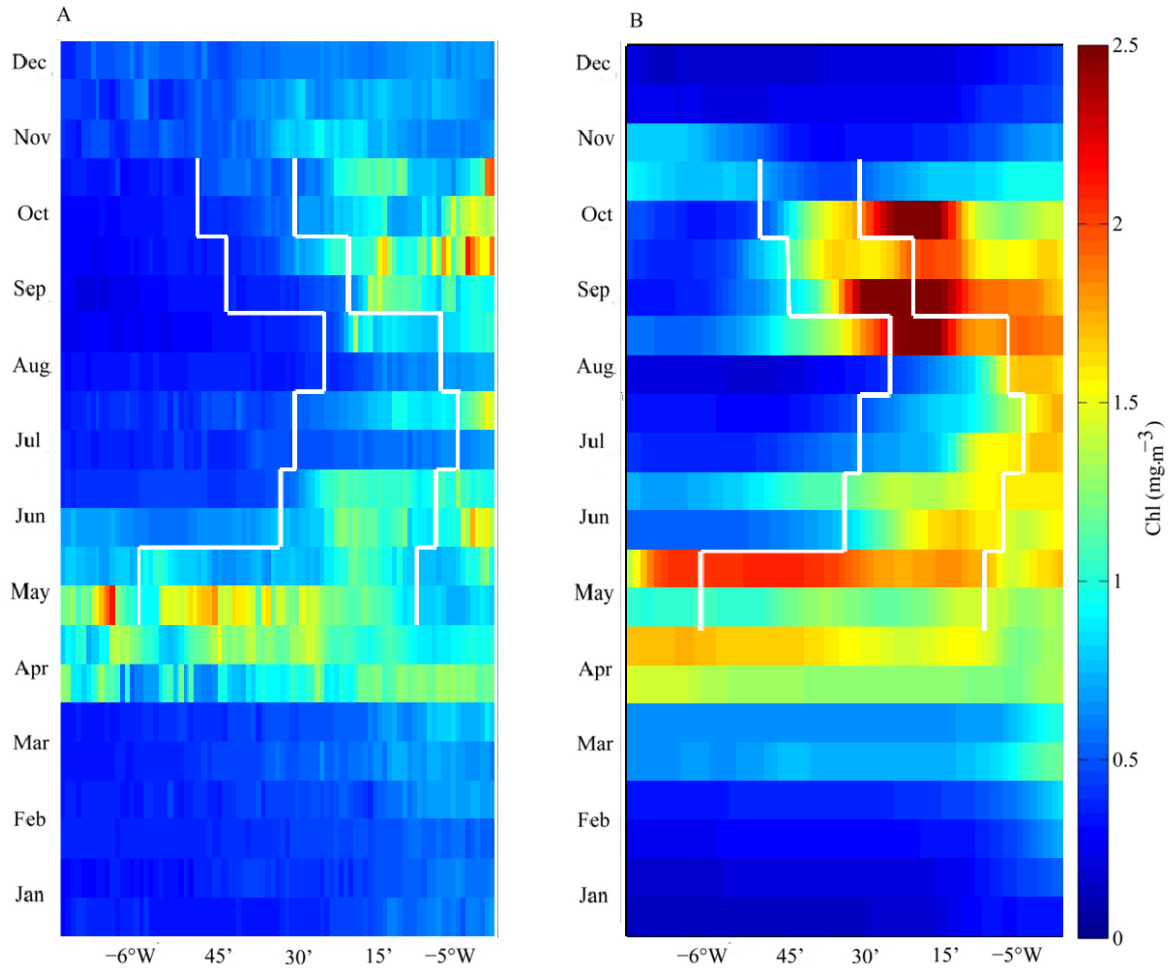


Figure 4.9 : Hovmöller diagram of seasonal evolution of surface chlorophyll concentrations along the 48°08' N transect (see fig. 1) (A) derived from satellite MODIS climatological data and (B) from model output (bi-weekly data). The white solid lines indicate the limits of the time-varying clusters computed from the *k-means* analysis (monthly averaged physical fields). Only one cluster is defined over the whole modeled area (vertically homogeneous water column) during winter months (i.e. November to April). Between May and October, this area is separated in three distinct clusters (A to C on fig. 4, B)

The seasonal cycle of chlorophyll concentrations within our three regions obtained by *k-means* clustering is displayed in figure 10. During winter months (November to April), it is not consistent to define more than one sub-region based on our consideration of physical characteristics of the water column (see section 2.4). Indeed, intense wintertime vertical mixing prevents stratification over the whole modeled area. According to our criteria of temperature vertical structure, only one cluster is thus defined during these months while three clusters, corresponding to (i) well-mixed waters, (ii) well-stratified waters and (iii)

frontal area, derive from the k-means clustering method from May to October. Therefore, the well-mixed area corresponds to the whole domain during winter and to the coastal/north east part of the Iroise Sea during spring to autumn.

The coastal and north east regions appears are vertically homogeneous system all along the year including during the summer (from March to October) with a total chlorophyll concentration remaining rather constant ($\sim 1 \text{ mg Chla.m}^{-3}$) during this period (fig. 10, A).

Conversely, the offshore system exhibits two characteristic peaks of chlorophyll (fig. 10, B) typical of temperate seas: a major peak, in May, with levels of chlorophyll higher than 2 mg Chla.m^{-3} and a minor autumnal peak in late August – September ($\sim 1 \text{ mg Chla.m}^{-3}$). Between those two peaks, autotrophic biomass is very low, surface primary production is then strongly controlled by low nutrient concentrations. Finally, the Ushant Front constitutes an intermediate total phytoplankton dynamic (fig. 10, C), with relatively high summer concentrations particularly in September. Unlike the offshore region, the highest peak of the frontal zone ($\sim 2 \text{ mg Chla.m}^{-3}$) takes place in autumn.

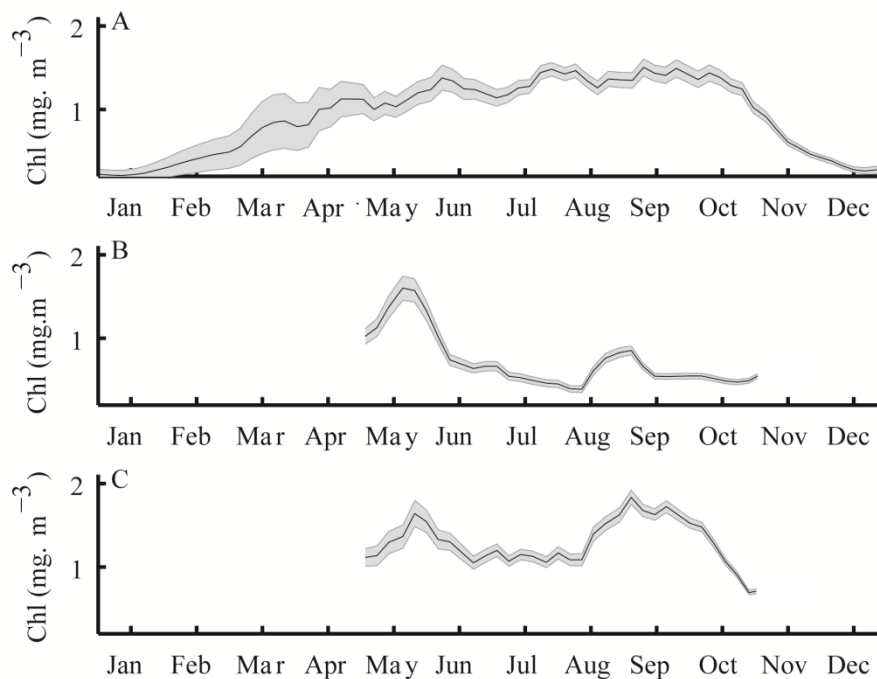


Figure 4.10 : Modeled seasonal evolution (running mean over an interval of 15 days) of surface chlorophyll concentrations spatially averaged over the three time-varying clusters : (A) well-mixed area (see cluster A in fig. 4 for the summer period), (B) stratified area (cluster B) and (C) frontal area (cluster C). Black solid line is the average of five repetitions of the simulation and shaded area shows the standard deviation. Cluster B and C are defined only during the summer period (May to October)

4.2.3.3 Phytoplankton community composition and distribution

a Surface distribution

Total phytoplankton is divided into four functional groups (diatoms, large Non Diatoms (LND), Small Non *Prochlorococcus* (SNP) and *Prochlorococcus sp.* analogs (PLP)). Each functional group exhibits different temporal variations and surface zonal distributions (fig. 11 and 12).

Well-mixed area

In the unique region defined as the whole Iroise Sea during winter by our clustering method, small cells (SNP) are responsible for the major part of the total phytoplankton biomass, reaching ~75% in February and March (fig. 11, A). Indeed, the early spring phytoplankton bloom is initiated near shore in early February by the SNP group (4-5 mgC.m⁻³) since it has more affinity for low light levels than larger cell size organisms (fig. 12, C).

From the end of March, the SNP group contribution undergoes a sharp decrease, passing from more than 70% to less than 35% of the total biomass (fig. 11, A). This collapse is coincident with the increase in large phytoplankton groups' biomass (mainly diatoms) and the presence of heterotrophic zooplanktonic grazers following the phytoplankton spring peak. Zooplankton biomass goes from less than 10 mgC.m⁻³ to more than 28 mgC.m⁻³ between March and the beginning of April (not shown). Diatoms become dominant from the beginning of April, when light-limitation no longer impedes their growth.

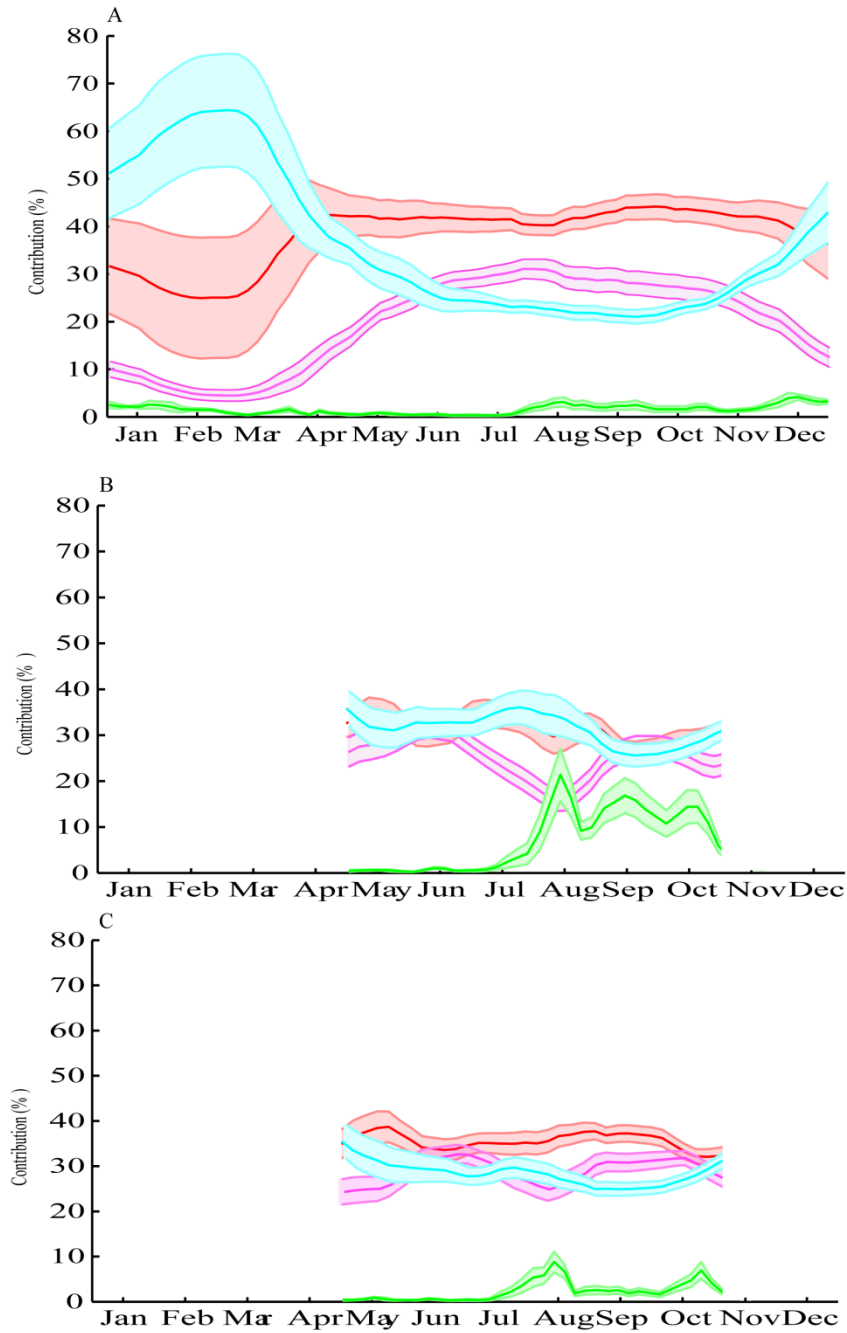


Figure 4.11 : Relative contributions (%) of each plankton functional groups (red: diatoms, purple: Large Non Diatoms (LND), blue: Small Non Prochlorococcus (SNP) and green: Prochlorococcus sp.) to the total surface phytoplankton biomass (gC.m⁻³) averaged over (A) the well-mixed area (see cluster A in fig. 4), (B) stratified area (cluster B) and (C) frontal area (cluster C). In each panel, solid line is the average value from five repetitions of the simulation and shaded areas show the standard deviation. Cluster B and C are defined only during the summer period (May to October)

From May to October, the mixed area is however restricted to only the coastal waters, homogenized by tidal currents and offshore and frontal regions are distinguished by our clustering method. During summer, this coastal, tidally mixed area exhibits its higher phytoplankton biomass, (fig. 9) mainly composed of large cell sizes, particularly diatoms with a biomass of 4-5 mgC.m⁻³ (fig. 12, A) and a ~45% contribution to the total carbon biomass (fig.11, A); to a lesser extent LND contributes to 25-30% of total biomass with levels of 3-4 mgC.m⁻³ (fig. 11, A and 12, B). Advantaged by their high growth rate, these large cells outcompete smaller phytoplankton cells in this nutrient-rich coastal mixed layer during summer. Between June and October, SNP accounted for only ~20-25% of total carbon biomass (fig. 11, A).

The decrease in available light in October leads to a progressive shift from large phytoplankton dominance (fig. 11, A) to winter conditions community dominated by SNP (~50 % in December) which persists until the following year spring bloom in February-March.

Stratified offshore area

The offshore surface phytoplankton spring peak occurs later in the stratified part of the Iroise Sea (region B) than in the coastal area (region A) but is also initiated by small cell size groups whose biomass reaches 6-7 mgC.m⁻³ in March (fig. 12, C). This first bloom is followed in April-May by a peak in diatom biomass having a similar magnitude of ~8 mgC.m⁻³ (fig.12, A). This diatom peak occurs concurrently with the establishment of seasonal stratification in this part of the Iroise Sea, which allows higher average irradiance levels in the shallowing surface layer. At this time, offshore surface phytoplankton biomass consists of ~35% diatoms and 35% small size cells (fig. 11, B and 12, A and C). The remaining biomass consists of the LND group that shows a slightly slower growth and reaches its maximum value offshore only in June (fig. 11, B and fig.12, B).

During summer, low biomass in surface waters presents a high degree of coexistence between diatoms, LND and small cells (excepting *Prochlorococcus* sp. analogs), each of which accounted for ~30% (fig. 11, B). *Prochlorococcus* sp. analogs are almost absent from the simulated phytoplankton community in the whole Iroise Sea ecosystem (fig. 12, D). Their proportion does not exceed few percent except in late summer at the surface of the stratified region (region B) where they account for 15-20% of total biomass from August to late October (fig. 11, B). Their growth during the rest of the year is limited by temperature and is also controlled by oxidized forms of nitrogen. Their presence is thus restricted to very

oligotrophic waters west of the front with maximal temperature during late summer.

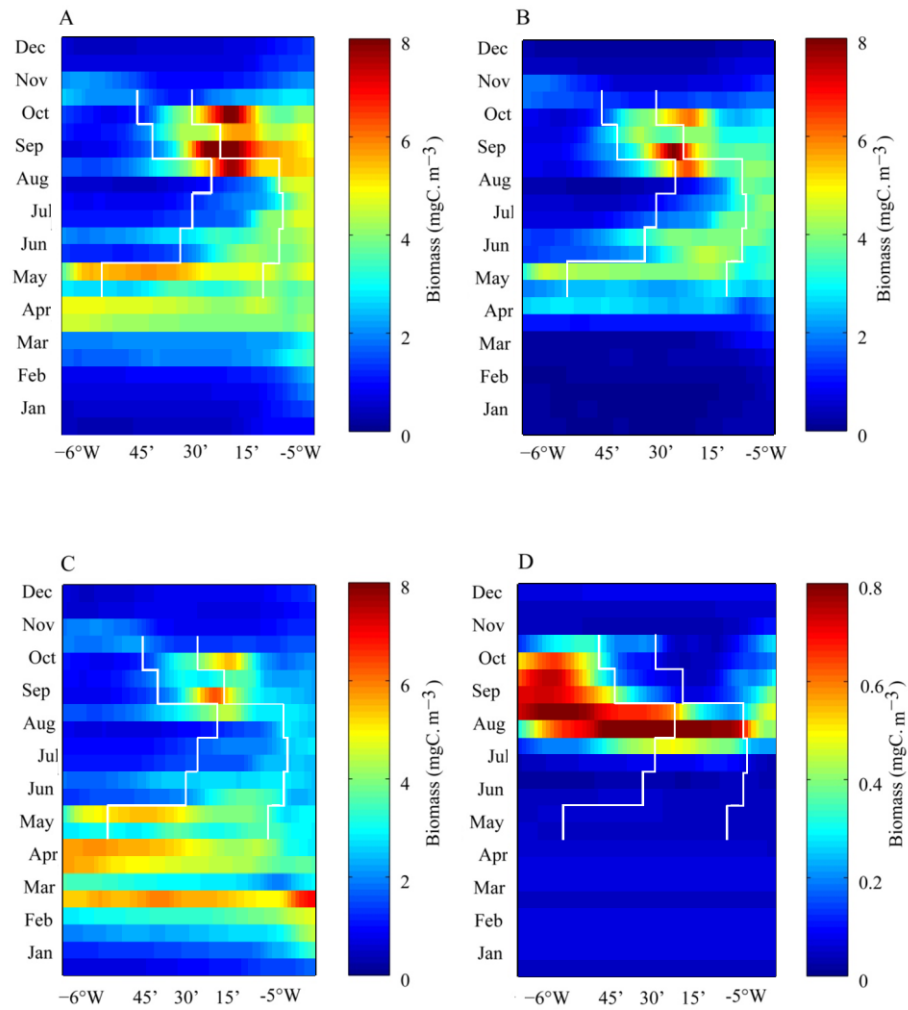


Figure 4.12 : Hovmöller diagram of modeled surface biomass of the four plankton functional groups along the 48°08' N transect (see fig. 1) (A) diatoms, (B) Large Non Diatoms (LND), (C) Small Non Prochlorococcus sp. (SNP) and (D) *Prochlorococcus* sp. The white solid lines indicate the limits of the time-varying clusters computed from the *k-means* analysis (monthly averaged physical fields)

Frontal area

Similar to the offshore area, the frontal sub-region (region C) shows a high degree of coexistence from the late spring/beginning of the summer (fig. 11, C) during which total phytoplankton carbon biomass is intermediate between high chlorophyll in the mixed region and lower levels in the oligotrophic offshore surface waters. However, in September-October, the modeled frontal region is the one with the highest phytoplankton carbon biomass (20 mgC.m^{-3} fig. 9, B and fig. 12, A, B and C), mainly composed of diatoms (up to 40% of the total phytoplankton biomass; fig. 12, A). This maximum at the simulated front is not represented in satellite data in which the front is located eastward with highest phytoplankton biomass nearshore.

b Vertical distribution

The vertical distribution is also different between the four functional groups. Figure 13 shows the modeled vertical profiles of the groups' contributions to total phytoplankton carbon biomass along the $48^{\circ}08'N$ transect (August-September average). Compared to region A in which large size cells are the most abundant, the deep chlorophyll maximum of the stratified area (region B) is composed of 45-50% SNP (fig. 13, C). This group is also dominant below the DCM depth of the stratified, offshore water whereas its relative contribution decreases to the east. Conversely, diatoms and LND show increasing contributions from open waters to the coastal part of the Iroise Sea.

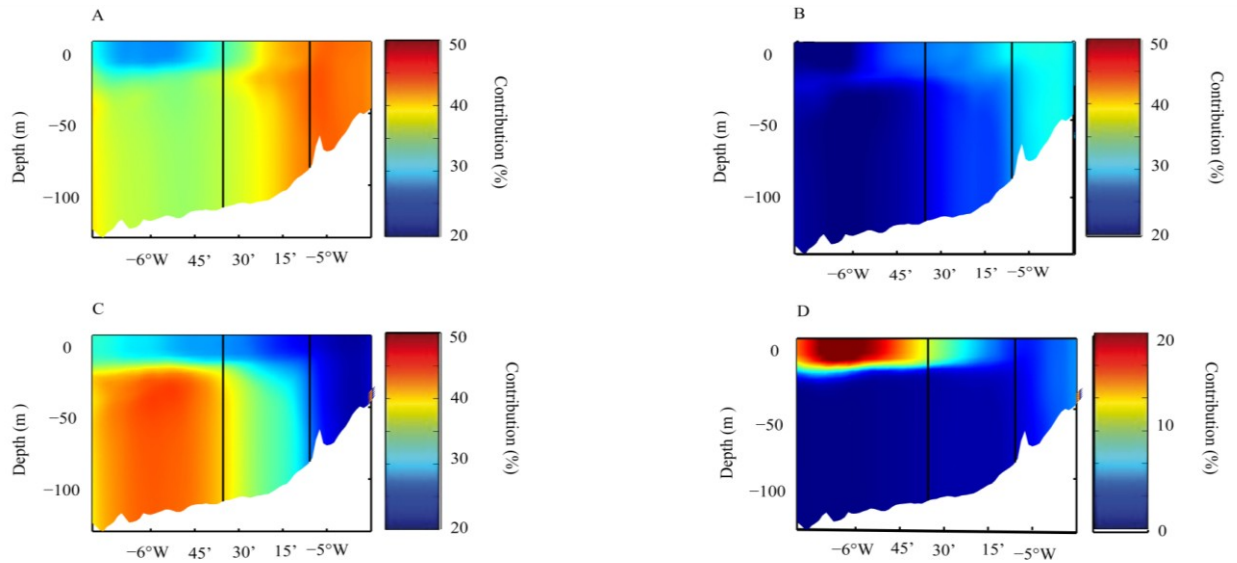


Figure 4.13 : Vertical distribution of the contribution (%) of each plankton functional groups to the total carbon biomass ($\text{mgC} \cdot \text{m}^{-3}$) along the $48^{\circ}08'N$ transect (see fig. 1) in August-September (two months average) (A) diatoms, (B) Large Non Diatoms (LND), (C) Small Non *Prochlorococcus* sp. (SNP) and (D) *Prochlorococcus* sp. The contours of the three sub-regions coming from the k-means clustering analysis (computed from August-September averages of physical fields) are drawn on each panel (black lines)

c Observational data comparison

The community composition derived from *in-situ* SOMLIT data (fig. 14) can be compared with that of homogeneous coastal waters (cluster A; fig. 12, A). In agreement with model results, the annual cycle of total phytoplankton biomass (fig. 14, A) is characterized by a spring peak (April) followed by high phytoplankton concentrations during the entire summer season. As previously noted, despite a similar order of magnitude, the modeled phytoplankton biomass in the coastal region is slightly higher than *in-situ* levels from SOMLIT dataset (fig. 14, A), especially during the end of the summer (September-October).

In general, the relative contribution of each functional group to the total biomass is lower in amplitude and smoother in temporal variations in our simulations than it does in the real environment. *Prochlorococcus* sp. cells (PLP in our simulations) were not detectable in flow cytometry samples. They are therefore not present in fig. 14, B. In the same way, they are absent in model output in the coastal area. However, this modeled PLP group becomes more significant when waters become warm and oligotrophic (~15% of contribution to the total

biomass), during summer time in offshore surface waters. Unfortunately, the lack of available offshore data does not allow validation of this assessment.

The group formed by picoeukaryotes and *Synechococcus sp.* (SNP, fig. 14, B) fits in its distribution with our modeled SNP group; observed concentrations exhibit their highest relative contribution during the winter, rising up to 80% of total carbon biomass in January and February in SOMLIT data. In model results, the relative contribution of SNP is of the same order of magnitude of ~75% (fig. 11, A). At the SOMLIT station, this population displays a sharp decline, falling to less than 10% in April as larger groups show increasing levels from the beginning of March. In late spring and during summer, the contribution of small size to total biomass is lower than 10% and increases from August to the end of October, reaching ~50 % of total biomass in late November. This annual cycle of small size cells is in good agreement with model output corresponding to the coastal mixed region (fig. 11, A) although the extent of the decrease in proportion in spring is smaller in our model. Indeed, SNP contributes about 20% of total biomass in summer, which is slightly more than in SOMLIT data. From March to August, diatoms are dominant in percentage of biomass in both model (40%) and *in-situ* measurements (40%) but with large oscillations (between diatoms and LND) observed in natural system during spring that are not present in modeled system (fig. 12, A).

As the distinction is made between nanoplankton and dinoflagellates (LND group) in observational data, we can assess their succession in time. The dynamics of nanoflagellates and dinoflagellates are fully coupled during the winter and spring bloom and a decoupling can be observed after June with a dominance of dinoflagellates over smaller cell size, especially from July to October.

Among large cells, a shift from the dominance of diatoms (70% between May and August) to dinoflagellates (35-40% from mid–August to October) is observed in late summer in SOMLIT natural assemblages and is not represented by our model.

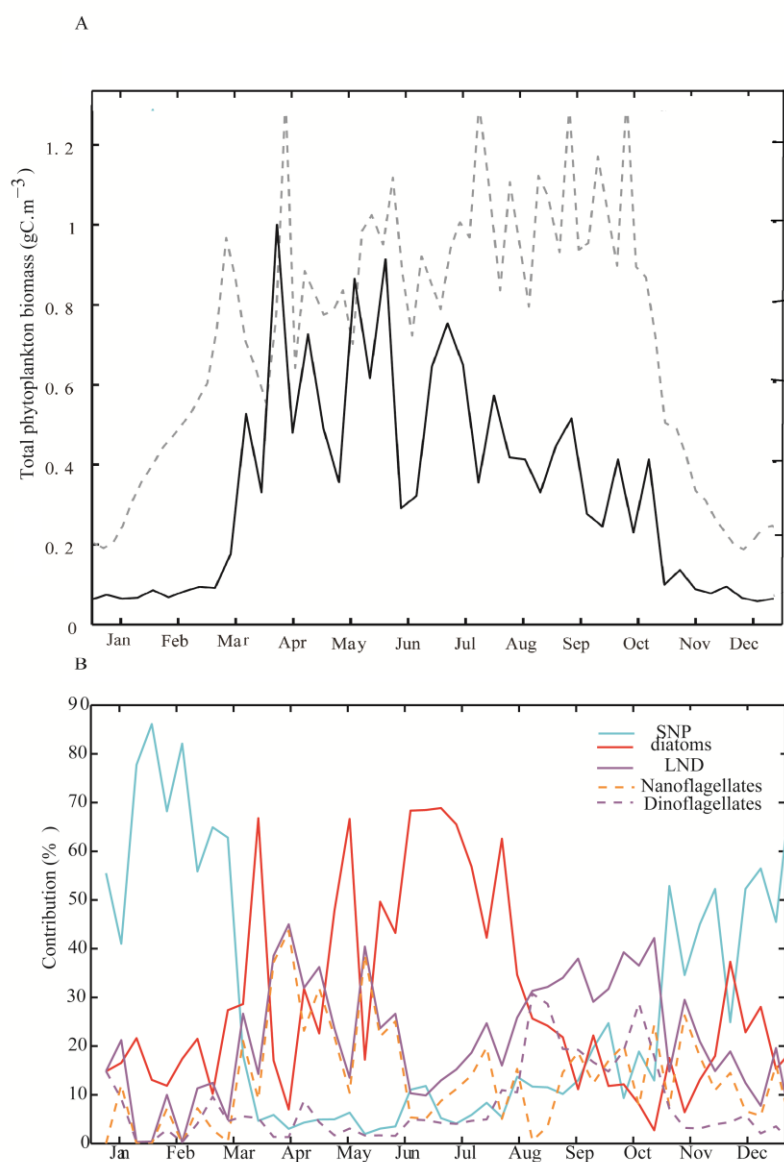


Figure 4.14 : (A) Seasonal evolution (5 days average) of total phytoplankton biomass at SOMLIT Brest station (Ste Anne du Portzic (48°21' N; -4°33' W) (solid black line) and in the surface layer of the modeled well-mixed area (cluster A). (B) Composition of the phytoplankton assemblages in SOMLIT data (% of total biomass) (solid blue line: picoeukaryotes + *Synechococcus* sp., solid red line: diatoms, solid purple line: nanoflagellates + dinoflagellates, dotted orange line: nanoflagellates only and dotted purple line: dinoflagellates only). These curves are obtained by compiling different years of data (1998 to 2012)

4.2.4 Discussion

4.2.4.1 Model skill assessment

A regional configuration of a circulation model (ROMS-AGRIF) coupled to a phytoplankton-diversity model (DARWIN) has been used to simulate a realistic seasonal cycle of the Iroise Sea phytoplanktonic communities. Our model, when compared to satellite and *in-situ* data, properly represents the overall seasonal variations as well as the spatial heterogeneity of physical and biogeochemical conditions. A biogeography of the Iroise sea ecosystem can be established during the summer season along a east to west gradient. Indeed, from May to October, our model displays three hydro-dynamically different sub-regions ranging from (i) fully-mixed waters nearshore to (ii) stratified waters offshore due to shallowing of the summer mixed layer and (iii) the Ushant tidal front that separates the first two. In response to this environmental variability, the total chlorophyll concentrations display contrasting distributions with a maximum at the surface of the frontal area, intermediate levels in the coastal well-mixed region and a subsurface maximum (DCM) in the offshore area (fig. 5).

Nonetheless, some biases exist between model results and observational data. Among them, the depth of the DCM in the offshore region is shallower in our simulation than in the *in-situ* data. This bias is consistent with a modeled thermocline that is shallower than its observed counterpart (fig. 4, C).

A westward zonal shift in the simulated surface front position is observed when compared to climatological satellite data (fig. 4 and 5). This shift is linked to the biases of the physical circulation model (e.g. boundary conditions etc.) and does not impact the results discussed in this study as the three hydrodynamical provinces of the Iroise Sea during summer are nonetheless correctly represented. The absence of maximum chlorophyll levels at the simulated surface front position in satellite data in September (fig. 9, B), that shows rather highest chlorophyll concentrations in the coastal region eastside, could be explained by this zonal shift in the front position (see fig. 5).

Moreover, our simulations slightly overestimate NO_3 concentrations while slightly underestimate PO_4 and SiO_2 when compared to the 2007 and 2009 data obtained from hydrographic cruises (FroMVar). This bias may result from the nutrient boundary conditions applied [Sourisseau, pers. Comm.] which display an NO_3 over PO_4 overestimation. Indeed,

those boundary conditions derive from a large, historical dataset and discrepancies exist between that dataset and the 2007-2009 FroMVar cruises dataset used for evaluation of the longitudinal section.

Another visible difference between model results and observational data is an overestimation of modeled chlorophyll levels in high-concentration areas when compared to both *in-situ* and satellite data. Underestimation of chlorophyll concentrations observed in the satellite-derived could be explained by the post-processing used to eliminate the signal due to non-phototroph organic matter from total chlorophyll *a* [Gohin *et al.*, 2002]. Similarly, an underestimation of chlorophyll levels computed with the same algorithm from the SeaWiFS sensor, compared to *in-situ* measurements, has been reported by Gohin *et al.*, [2008] in turbid waters along the coast of the French Atlantic continental shelf.

However, comparison with *in-situ* data also suggests that the model overestimates chlorophyll concentrations, which means that this chlorophyll bias is not only due to the approximations made by the satellite's post-processing. Furthermore, this overestimation of the modeled chlorophyll corresponds to an underestimation of simulated vertically-integrated primary production in the well-mixed coastal waters during the summer (fig. 7). Indeed, Videau [1987] reported daily production rate as high as $3500 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$, more than twice the values obtained in our model for the coastal area ($\sim 1500 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$). Their results are closer to our values at the Ushant front ($1660\text{-}1800 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$) and in the stratified offshore surface waters ($885 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$). Along with chlorophyll and primary production, the assimilation number is consequently underestimated by the model. Indeed, despite qualitatively similar patterns with lowest values in the frontal area and maximum values in the well-mixed coastal region, Videau [1987] reports significantly higher values of assimilation number when compared to our model output ($10.7 \text{ mgC.mgChl}^{-1}.\text{h}^{-1}$ in the coastal region).

The C:Chl ratio used in the model may explained these differences between the simulations and field measurements. Firstly, the coastal area is, during summer, primarily dominated by microphytoplankton especially diatoms ($> 40\%$). Indeed, this group is assigned, together with the highest maximum intrinsic growth rate, the lowest C:Chl ratio ($50 \text{ mgC:mgChl}^{-1}$) among the four plankton functional groups (see appendix). This relatively low C:Chl ratio, which is in the lower range of literature values for diatoms (Osmond *et al.*, 1995) may cause the carbon:Chl underestimation in this region.

In addition, the use of a fixed C:Chl ratio within each group does not take into account the sensitivity of this ratio to light variability. Indeed, the C:Chl ratio generally increases with increasing PAR [Geider, 1987; Geider *et al.*, 1997], which is relatively high in the coastal shallow waters of the Iroise Sea. Noticeably, chlorophyll levels are however underestimated by the model compared to *in-situ* data at DCM depth of the western stratified side of the front (fig. 5, C and D) where low light might lead to a decrease C:Chl ratio in nature (not represented by our model).

Finally, dinoflagellates that are known to have a very high C:Chl ratio (Chan, 1978 and 1980) are very abundant at the end of the summer in coastal waters in observational data (~ 35-40% of the total biomass in SOMLIT data; fig. 14, B) but are only present in significantly lower proportions in the model results (~ 15-20%). This lower contribution of modeled LND compared to the *in-situ* measurements may also explain in part the low effective C:Chl ratio on the model compared to data in the coastal region in September-October.

In the two following sections, results which emphasize the complex biophysical interactions that take place in the Iroise Sea during a seasonal cycle will be discussed in light of their potential to significantly affect the phytoplankton biomass and composition.

4.2.4.2 Seasonal succession

From November to April, a deep mixed layer characterizes the whole domain. Here we discuss the phytoplankton composition in the entire study area prior to the offshore stratification, which develops in May.

In late winter and early spring, the phytoplankton community of the Iroise Sea is largely dominated by picoeukaryotes and *Synechococcus sp.* (SNP). The reason for dominance of SNP at the expense of larger size cells in the early biomass maximum is their lower light optimum. On average over the whole domain, this small size class has the maximal fitness (minimal R^*) from November to March (fig. 15, A). Therefore, the high-mixing conditions maintained during the winter causes light-limitation of phytoplankton growth, especially for light-stressed large cells, and leading to a competitive advantage for small cells (SNP). Therefore, the proportion of the picoplankton cells is about ~50 % of total biomass from November to the end of December and it experiences rapid development as daylight increases

(from the beginning of January) to rise to almost 80% in February. This increase occurs earlier in the coastal part of the domain (fig. 9) than in offshore regions. Indeed, as long as the whole water column is vertically homogenized across the whole area (i.e. until the stratification takes place offshore in late April), the vertically averaged PAR in the mixed-layer is highest in the coastal region in waters shallower than 100m.

Indeed, the onset of the phytoplankton bloom in the offshore waters of the Iroise Sea progresses more slowly due to enhanced light limitation (fig. 16) with maximum biomass coincident with the establishment of seasonal stratification in April-May.

Afterward, as irradiance continues to gradually increase, larger phytoplankton peaks. The diatom contribution increases from ~20-25% in early March to more than 40% in early April. The other large phytoplankton group (LND) also increases from less than 10% in March to a peak of ~30% in late May (fig. 12, B); they become the functional group having the highest mean fitness in April (fig. 15 A). This succession of dominant phytoplankton types (SNP to diatoms (and LND)) takes about one month (between March and April) to occur which is in agreement with SOMLIT data (fig.12, A and 14, B). In those data, diatoms and LND follow the same trend going respectively from 10 to 60% and 5 to 40% of total carbon biomass. This shift in the community during spring has been described by Rees *et al.*, [1999] in an area located northwest of our domain, at the Celtic Sea Shelf Edge. Their results have shown that picoplankton ($<2\ \mu\text{m}$ ESD) was responsible for almost 50% of the phytoplankton biomass and 42% of the primary production in late winter followed by a significant increase of the larger cells growth and a sharp decline in smaller organisms between the end of March and April 1994. In their study and in agreement with the modeled succession here, the change from small nanoflagellates and picoplankton (roughly comparable to the modeled SNP group) to larger phytoplankton (equivalent to diatoms and LND groups) occurs as soon as the water column stabilized. Therefore, modeled succession timescales (~1 month) are similar to the observations of succession in natural assemblages. Indeed, as soon as light becomes sufficient for large phytoplankton growth and in the absence of nutrient limitation, resource competition becomes advantageous for large plankton phenotypes (i.e opportunistic, r strategy), owing to their higher specific growth rate under nutrient-saturated conditions.

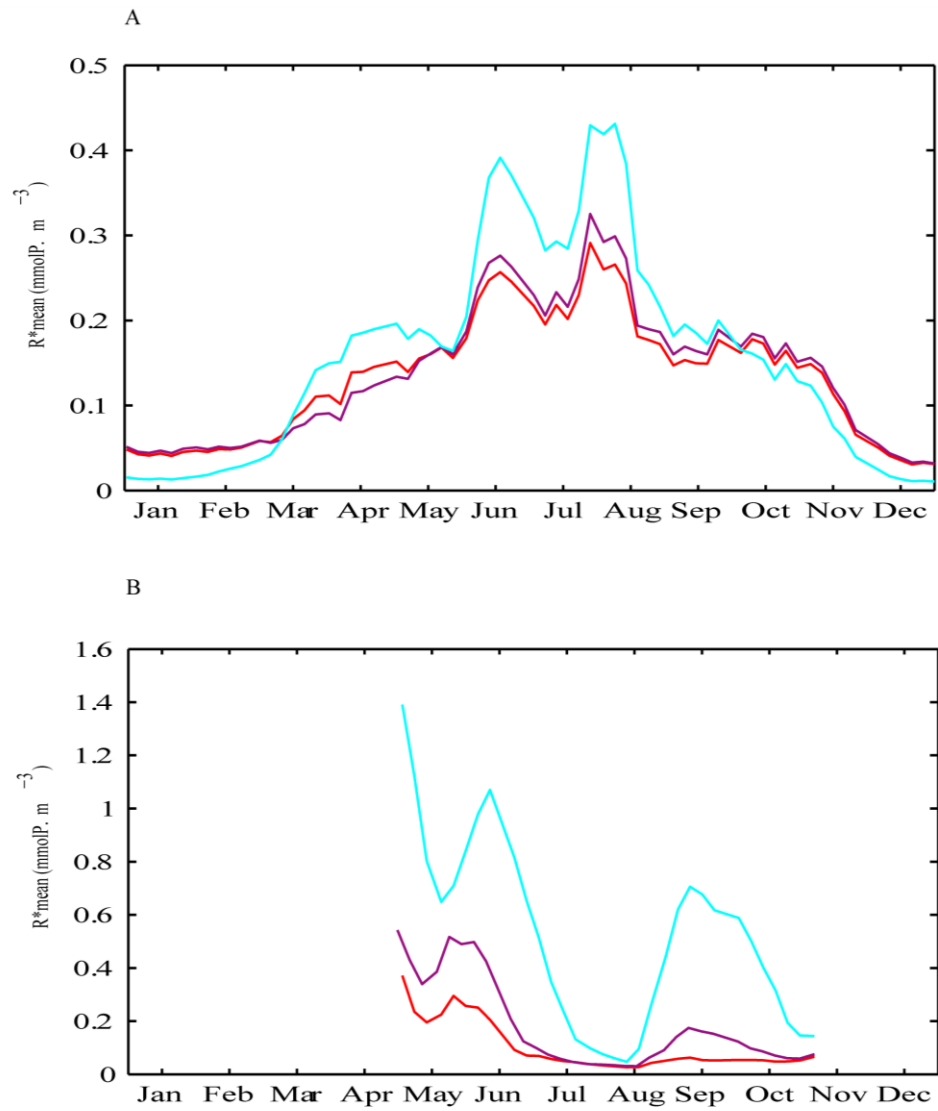


Figure 4.15 : Time series of biomass-weighted average R^* for PO_4 computed for each functional groups (red: diatoms, purple: Large Non Diatoms (LND) and blue: Small Non Prochlorococcus sp. (SNP)) averaged over the surface mixed layer of (A) the well-mixed area (see cluster A in fig. 4) and (B) stratified area (cluster B)

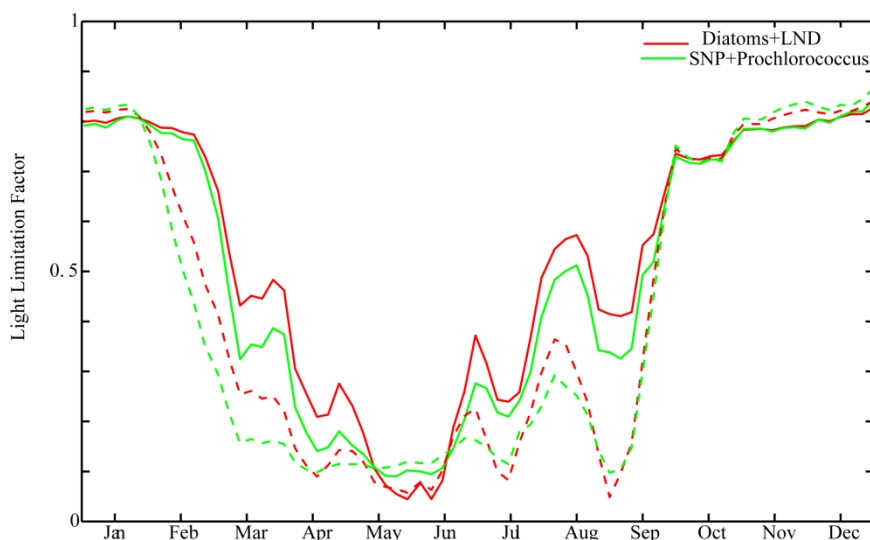


Figure 4.16 : Seasonal evolution of a dimensionless light limitation factor, ranging from 0 (no inhibition) to 1 (complete limitation of growth by light), experienced by large (DIAT+LND: red) and small (SNP+ Prochlorococcus sp.: green) phytoplanktonic functional groups (these curves were obtained by averaging the light limitation factors of each phenotypes within each functional groups). This factor is plot for station 1 (48°08'N; -6°10'W; solid line) and station 3 (48°08'N; -4°45'W; dashed line) of the 48°08' N transect (see fig. 1)

4.2.4.3 Summer biogeography

During summer, the dynamically-driven spatial heterogeneity of the physical and chemical environment (mainly light and nutrient levels) leads to specific patterns of total phytoplankton biomass as well as community composition in terms of functional groups.

a Coastal mixed area: r-strategy dominance

In the fully mixed and nutrient rich near-shore sub-region, large phytoplankton types (diatoms and to a lesser extent LND) are dominant (~55% of the total biomass) in both modeled and *in-situ* communities (fig. 12, A and fig. 14, B).

The diatom contribution alone represents ~35-40% of the total phytoplankton carbon biomass

simulated by our model (fig. 11, A). In the same way, the SOMLIT community is dominated by diatoms until mid-August (and by dinoflagellates later, for reasons detailed below). During the September 2009 FroMVar cruise, microphytoplankton accounted for 30-50% of biomass in the well-mixed nearshore region [Landeira *et al.*, 2014], which is a similar magnitude as in our model results.

Diatoms and LND are the groups with the lowest R^* (fig. 15, A) in the coastal well-mixed area between March and October. In this region, ambient PO_4 concentrations exceed the minimal equilibrium resource concentration of the whole phytoplankton community R^*_{min} , (fig. 17). This suggests the absence of nutrient limitation in this well-mixed area during the summer. Moreover, semi-diurnal and spring/neap tides cycles [Maguer *et al.*, 2011] make the mixing highly variable at temporal frequencies of hours, days or weeks over the continental shelf. Among this tidal variability, the spring/neap tides cycles occur with a time frequency of ~ 15 days and potentially affects the phytoplankton growth as its time-scale matches the phytoplankton generation time of few days. Indeed, nutrient pulses, combined with better light conditions due to de/restabilization (i.e. variations of the mixed layer depth during tidal cycles) may also promote opportunistic phenotypes (diatoms). Therefore, the presence of this non-stationary environment is likely to allow fast-growing, r-strategy phenotypes (diatoms) to quickly outcompete phenotypes with lower growth rates [Cadier *et al.*, *subm.*] in the same way that it has been observed on larger time scales at high latitudes [Dutkiewicz *et al.*, 2009]. Similar to their results, our model exhibits a decoupling between ambient nutrient concentrations (shown here for PO_4 but it has been tested for NO_3 and SiO_2 with the same conclusion) and R^*_{min} (fig. 17) in the coastal well-mixed sub-region.

Diatom dominance ends in the SOMLIT observations in late August/early September when the LND group becomes dominant (fig. 14, B). This observed shift toward dinoflagellates (LND) dominance is however not simulated by our simulations in which diatoms are more competitive than other large size analogs all summer long and until the end of November. This discrepancy could be due to the common ability of dinoflagellates to use heterotrophic forms of organic matter (phagotrophy and osmotrophy) as nutrients and light become limitative for phototrophic growth [Mitra and Flynn, 2010; Flynn *et al.*, 2012]. Mixotrophy was not included yet in the model and is probably a key feature which could lead to higher fitness of mixotrophic flagellates that are modeled in higher proportions in postbloom conditions. Besides mixotrophy, the direct comparison between SOMLIT observations and the modeled coastal sub-region also involves a spatial extrapolation of a punctual observation

to a whole region; this extrapolation of a discrete event may explain some differences between in-situ data and model output.

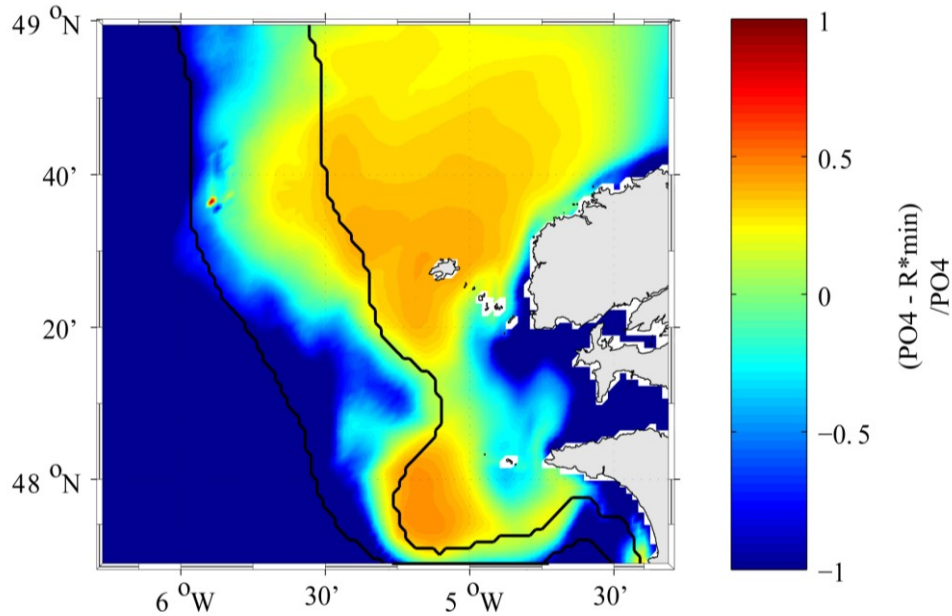


Figure 4.17 : Relative difference between diagnosed R_{\min}^* and ambient phosphorus concentrations $(PO_4 - R_{\min}^*)/PO_4$ in the surface layer during the summer (August-September average)

b Stratified offshore surface area: enhanced coexistence between plankton functional types

On the western side of the Ushant front, the contribution of the summer simulated picoplankton (SNP and *Prochlorococcus sp.* analogs) in surface oligotrophic stratified waters reaches ~35-40 % (fig. 11, B) which is approximately two times the one of the well-mixed coastal region. Indeed, although offshore surface waters have optimal light conditions, they encounter oligotrophic conditions during the summer. The nutrient limitation is emphasized by R_{\min}^* values that are either similar to the ambient nutrient concentration (with a ratio of $(PO_4 - R_{\min}^*)/PO_4$ close to zero) or lower than the available resource ($0 > \text{ratio} > -1$) at the surface (fig. 17). Despite their higher maximum growth rate, large cells are further nutrient-limited than smaller ones, resulting in similar effective growth rate for both size-classes. In our simulations, this similarity leads to an enhanced co-existence between large and small cell sizes (from both SNP and *Prochlorococcus sp.* groups) that are found in similar proportions in offshore surface waters (fig. 11, B). Indeed, oligotrophic conditions enhance co-occurrence

between groups having different growth strategies (r and K) by decreasing the invasion rate of fast-growing larger phenotypes and allowing low maximum growth rate/high nutrient affinity picophytoplankton to remain in significant proportion in the total biomass.

Nonetheless, despite their control by low nutrient levels, the average equilibrium resource concentration R^*_{PO4} is lowest for large phytoplankton (diatoms and LND) in the oligotrophic surface layer on the stratified side of the Ushant front between June and August (fig. 15, B). This result is explained by the strong grazing pressure applied to small phytoplankton cells by microzooplankton. Indeed, the averaged proportion of small cells inside the total zooplankton diet is 61.51% during August-September in the mixed layer of the stratified area compared to only 27.19% in the well-mixed coastal area wherein the mixed layer depth exhibits strong variations (associated with the neap/spring tide cycle). The consequent mortality rate of picoplankton by predation tends to increase their equilibrium resource R^* and prevents the dominance of this group in surface oligotrophic waters.

Samples from the surface west of the front revealed effectively a higher dominance of small ($< 10 \mu m$) cells at the surface ranging from 61 to 80% [Schultes *et al.*, 2013]. Moreover, earlier studies already measured large amounts of small phytoplankton cells (nanoflagellates) in the stratified waters west of the Ushant front [Pingree *et al.*, 1978; Le Corre and L'Helguen, 1993]. Therefore, our model tends to underestimate the proportion of small phytoplankton (SNP and *Prochlorococcus* sp. analogs) and to overestimate the degree of coexistence between the two size-classes through an excessive effect of zooplankton grazing in the control of the small cells population. A second explanation relates to that the different grouping method used to assign species to functional groups for the model and the observations. Modeled picoplankton is restricted to cells smaller than $1 \mu m$ ESD and part of the nanoplankton (between 2 and $20 \mu m$) therefore belongs to the group of 'Large Non Diatoms' cells (dino- and nano-flagellates; $10 \mu m$ ESD) in the model. This choice of parameters may induce the following bias: among small phytoplankton reported at the surface in the stratified side by previous field studies, nanoplanktonic cells, flagellates in particular, are part of the LND functional class in our model classification. This last point raises a key issue for studies of phytoplankton communities and for comparisons between field-based, laboratory-based and model experiments data. Indeed, the choice of criteria defining functional types used to aggregate species in terms of size or function can be partly inconsistent between different studies.

c Deep chlorophyll maximum on the stratified side of the front

The SNP group (*Synechococcus sp.* analogs and picoeukaryotes) exhibits its highest contribution to the total biomass within the DCM in the stratified waters offshore of the front, as well as in deeper waters with a proportion of ~40-50% (fig. 13, C). Their success results from their high affinity for low light levels.

Conversely, *Prochlorococcus sp.* analogs reach their highest proportion (15-20%) in warm and oligotrophic surface waters and are almost absent in deeper waters despite their high affinity for low light. Their absence in deeper water is mainly due to their low affinity for low temperature. Moreover, the presence of sufficient nutrients, especially oxydized forms of nitrogen, at DCM depth benefits other small size group (SNP). According to field measurements, the vertical distribution of prokaryotic picoplankton is different between *Synechococcus sp.* and *Prochlorococcus sp.* Indeed, *Synechococcus sp.* are usually found in surface and sub-surface waters whereas *Prochlorococcus sp.* are preferentially observed deeper, in the deep chlorophyll maximum of stable oligotrophic area of the ocean [Casotti *et al.*, 2003; Olson *et al.*, 1990]. However, this distribution is not simulated by our model, which shows the inverse vertical pattern, as it does not distinguish phytoplankton phenotypes in terms of pigment composition and differential light absorption spectra.

d Phytoplankton functional type composition in the Ushant Tidal Front

Just as in the stratified area, the model simulates a high degree of coexistence between the three functional groups (i.e SNP, LND and diatoms) at the Ushant Front. At this location, large opportunistic cells experience a limitation of their fast growth rate by low surface light levels of $\sim 100 \text{ W.m}^{-2}$ (self-shading, fig. 8, B), which allows phytoplankton with lower maximum growth rates but less instantaneous nutrient limitation (picoplankton) to maintain a similar biomass. This process of self-shading may also produce the minimum of productivity per unit biomass (assimilation number) simulated at the position of the Ushant Front (fig. 8, A), in accordance with Videau [1987] work.

The Ushant front thus exhibits functional group composition that is intermediate between the two other sub-regions: it does not particularly differentiate itself by a significant modification in the proportion of any given functional group. This may be the result of the highly dynamic behavior of the tidal front and resulting horizontal mixing. The frontal sub-region identified

by our clustering method results from a two-month time average during the August-September period. In reality, the exact front position is a very dynamic feature which moves zonally at different timescales. At seasonal scale, its position is closer to the coast in July (South; 5°W) or beginning of August (North; ~5°30'W) and moves westward from August to October (6°15'W at the end of October) (see fig. 9 and Cambon [2008]). An additional, higher frequency, variability is the tidal cycles with periods of few hours (semi-diurnal cycle) to ~15 days (spring/neap tides cycle). These temporal fluctuations in the frontal environment would not allow competitive exclusion or acclimation processes to take place in a way to isolate a specific community in the frontal area as these mechanisms occurs at slower time scale than the short residence time of water masses in the frontal area. Conversely, one can suppose that numerous exchanges with the surrounding waters contribute to the maintenance of a diverse community inside the Ushant Front, with a high degree of coexistence between functional groups of the same type as that observed in waters of the stratified side of the front. The results of Landeira *et al.*, [2014] based on this cruise also illustrate these horizontal exchanges because no differences in the diatom species diversity were found in each of the three sub-regions. However, present results show only the composition in terms of functional groups and further investigation at the 'species' (i.e phenotype) level are presented in a companion study [Cadier *et al.*, *subm.*].

4.2.5 Conclusion

This study is the first biogeochemical modeling description of the Iroise Sea pelagic ecosystem. Our main goal was to evaluate how contrasted hydrodynamical regimes constrain the phytoplankton community at the regional scale in the vicinity of a tidal front. To investigate these influences, a self-assembling phytoplankton community model has been used. Biogeography and temporal dynamics of four major autotrophic groups, comprising a large number of phenotypes, have been simulated in the highly dynamical and contrasting environment of the Iroise Sea. This first part of our study has been dedicated to the description and validation of biogeochemical patterns and group composition (a second paper will be devoted to the description of the phenotypic diversity within the same simulations).

In terms of physical and biogeochemical properties, our model successfully simulates the different regimes of the Iroise Sea. Despite some aforementioned bias in absolute Chla

concentration, which is probably due to missing processes in our model (such as variable C:Chl ratio), it is undisputed that our model simulates three clear sub-regions that display significantly different total chlorophyll patterns in agreement with observed structures from both satellite-derived and *in-situ* observational data. We demonstrated that phytoplankton communities in the Iroise Sea experience significant variations from the winter to summer season and along a zonal, cross frontal gradient in environmental conditions. As already suggested and discussed by several studies [Sverdrup, 1953; Hutchinson, 1961; Huisman *et al.*, 2004], vertical mixing plays a primary role in phytoplankton standing stock, primary production and species interactions as well as the composition of the phytoplankton community. By governing fluctuations in light and nutrient availability fluctuations, spatial and temporal variability in the mixed layer depth is shown to control the relative contributions of the four functional groups to the total biomass in the Iroise Sea macrotidal ecosystem. A deep mixed layer provides a high nutrient supply but low average levels of light favoring smaller, low-light adapted species during the winter and in the early spring bloom. Conversely, the limited mixing that occurs in the summer within stratified waters of the Iroise Sea (west of the Ushant Front) results in a nutrient-depleted offshore surface layer having low-biomass and the coexistence of diatoms, flagellates and small size species with high-nutrient affinity. This coexistence between functional groups is enabled by a combination of bottom-up (resource competition and limitation of large cells growth by nutrients) and top-down processes through the control of small phytoplankton biomass by microzooplanktonic grazers.

Over the continental shelf, water masses continuously mixed by tides all year long show a higher degree of competitive exclusion in favor of opportunist, fast growing species during the summer. This is likely to occur as nutrients levels are maintained at relatively high levels by vertical mixing due to strong tidal currents. In this coastal region, the effect of the high frequency variability linked to tidal cycle might also exerts a second order (but significant) control of water column stability, growth conditions and thus phytoplankton community composition, which is, on the first order (on average), dominated by diatoms. This aspect has not been addressed in this study that focuses only on seasonal cycle and will be address in subsequent study.

The frontal region is the most productive during the summer season but is associated with lower carbon fixation rate per unit of biomass than adjacent water masses because of self-

shading (light limitation) experienced by large cells. This area does not show any specific composition in terms of functional group contributions to total biomass and constitutes an intermediate community between the mixed and stratified waters on either side of the front, probably due to horizontal mixing processes.

This study thus provides new knowledge about the heterogeneous distribution of the phytoplankton functional diversity in the Ushant Front environment by shading light over the link between dynamical parameters and the ecosystem structure. Despite its focus on the Iroise Sea, this work highlights processes that may well be significant in a wide range of regional domain.

The functional diversity resulting from those highlighted processes (backed by observations in the Iroise Sea) can however be refined by a comprehensive study addressing the diversity at a phenotypic level, which will be done in a companion paper. One can suppose that the qualitative attributes of the co-existing phenotypes and their functional traits might influence the resource use efficiency and contributes to the resilience and overall functioning of the ecosystem.

Our results also support the need for a better characterization of this functional diversity in field measurements with, in particular, sampling strategies acknowledging a wider range of ocean dynamical variability frequencies (e.g. tides).

ACKNOWLEDGMENTS

Simulations have been performed on the CAPARMOR supercomputer located at Ifremer's Brest center using the MPI parallelization protocol.

We are grateful to SOMLIT network members for phytoplankton data using in this study.

We thank Camille Mazoyer for her help in implemented the model and for out fruitful discussions about numerical aspects of this work. It is also a pleasure to thank Patrick Marchesiello and Gildas Cambon for their implication in the coding of new advection schemes in ROMS related to our work on the Iroise Sea.

Finally, we thank the two reviewers for their comments that improved the manuscript.

This work was supported by the "Laboratoire d'Excellence" LabexMER (ANR-10-LABX-19-01) and co-funded by a grant from the French government under the program "Investissements d'Avenir" and by a grant from the Regional Council of Brittany.

References

- Brun, P., Vogt, M., Payne, M. R., Gruber, N., O'Brien, C. J., Buitenhuis, E. T., Le Quéré, C., Leblanc, K., Luo, Y. W., 2015. Ecological niches of open ocean phytoplankton taxa. *Limnology and Oceanography*, 60(3), 1020-1038.
- Cambon, G., 2008. Etude numérique de mer d'Iroise : dynamique, variabilité de front d'Ouessant et évaluation des échanges cross-frontaux, Brest, France. Université de Bretagne Occidentale 195 pp.
- Casotti, R., Landolfi, A., Brunet, C., D'Ortenzio, F., Mangoni, O., Ribera d'Alcalà, M., Denis, M., 2003. Composition and dynamics of the phytoplankton of the Ionian Sea (eastern Mediterranean). *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 108(C9), 1978–2012.
- Chan, A. T., 1978. Comparative physiological study of marine diatoms and dinoflagellates in relation to irradiance and cell size. I : Growth under continuous light. *Journal of Phycology*, 14(4), 396-402.
- Chan, A.T., 1980. Comparative physiological study of marine diatoms and dinoflagellates in relation to irradiance and cell size. II : relationship between photosynthesis, growth and carbon/chlorophyll a ratio. *Journal of Phycology* 16, 428-432.
- Chen, B., Liu, H., 2010. Relationships between phytoplankton growth and cell size in surface oceans: Interactive effects of temperature, nutrients, and grazing. *Limnology and Oceanography*, 55(3), 965.
- Chesson, P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31.
- Dutkiewicz, S., Follows, M.J., Bragg, J.G., 2009. Modeling the coupling of ocean ecology and biogeochemistry. *Global Biogeochemical Cycles* 23.
- Edwards, K.F., Thomas, M.K., Klausmeier, C.A., Litchman, E., 2015. Light and growth in marine phytoplankton: allometric, taxonomic, and environmental variation. *Limnology and Oceanography* 60, 540-552.
- Edwards, A. M., Yool, A., 2000. The role of higher predation in plankton population models. *Journal of Plankton Research*, 22(6), 1085-1112.
- Eppley, R. W., Thomas, W. H., 1969. Comparison of half-saturation constants for growth and nitrate uptake of marine phytoplankton 2. *Journal of Phycology*, 5(4), 375-379.
- Falkowski, P. G., Raven, J. A., 1997. *Aquatic photosynthesis*. Malden, MA: Blackwell Science.
- Finkel, Z. V., 2001. Light absorption and size scaling of light-limited metabolism in marine diatoms. *Limnology and Oceanography*, 46(1), 86-94.

Flynn, K.J., Stoecker, D.K., Mitra, A., Raven, J.A., Glibert, P.M., Hansen, P.J., Graneli, E., Burkholder, J.M., 2012. Misuse of the phytoplankton-zooplankton dichotomy: the need to assign organisms as mixotrophs within plankton functional types. *Journal of Plankton Research* 35, 3-11.

Follows, M.J., Dutkiewicz, S., Grant, S., Chisholm, S.W., 2007. Emergent biogeography of microbial communities in a model ocean. *Science* 315, 1843-1846.

Franks, P.J.S., 1992. Sink or swim: accumulation of biomass at fronts. *Marine Ecology Progress Series* 82, 1-12.

Furnas, M.J., 1990. In-situ growth rates of marine phytoplankton: approaches to measurement, community and species growth rates. *Journal of Plankton Research* 12, 1117-1151.

Gan, G., Ma, C., Wu, J., 2007. Data clustering: theory, algorithms, and applications. Siam.

Geider, R. J., 1987. Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll a ratio in microalgae and cyanobacteria: implications for physiology and growth of phytoplankton. *New Phytologist*, 106(1), 1-34.

Geider, R. J., MacIntyre, H. L., Kana, T. M., 1997. Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: responses of the balanced growth rate and the chlorophyll a: carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature. *Marine Ecology Progress Series*, 148, 187-200.

Glover, H.E., Keller, M.D., Spinard, R.W., 1987. The effects of light quality and intensity on photosynthesis and growth of marine eukaryotic and prokaryotic phytoplankton clones. *Journal of Marine Biology and Ecology* 105, 137-159.

Goebel, N.L., Edwards, C.A., Zehr, J.P., Follows, M.J., 2010. An emergent community ecosystem model applied to the California Current System. *Journal of Marine Systems* 83, 221-241.

Gohin, F., Druon, J.N., Lampert, L., 2002. A five channel chlorophyll concentration algorithm applied to SeaWiFS data processed by SeaDAS in coastal waters. *International journal of remote sensing* 23, 1639-1661.

Gohin, F., Saulquin, B., Oger-Jeanneret, H., Lozac'h, L., Lampert, L., Lefebvre, A., Riou, P., Bruchon, F., 2008. Towards a better assessment of the ecological status of coastal waters using satellite-derived chlorophyll-a concentrations. *Remote Sensing of Environment* 112, 3329-3340.

Hansen, B. W., Bjørnsen, P. K., Hansen, B. W., 1997. Zooplankton grazing and growth: Scaling within the 2-2,000~ III body size range. *Limnology and Oceanography*, 42, 687-704.

Harrison, W.G., Platt, T., 1986. Photosynthesis-Irradiance Relationships in Polar and Temperate Phytoplankton Populations. *Polar Biology* 5, 153-164.

- Holligan, P.M., Williams, P.J.I., Purdie, D., Harris, R.P., 1984. Photosynthesis, respiration and nitrogen supply of plankton populations in stratified, frontal and tidally mixed shelf waters. *Marine Ecology Progress Series* 17, 201-213.
- Huisman, J., Sharples, J., Stroom, J.M., Visser, P.M., Kardinaal, E.A., Verspagen, M.H., Sommeijer, B., 2004. Changes in Turbulent Mixing Shift Competition for Light between Phytoplankton Species. *Ecology* 85, 2960-2970.
- Hutchinson, G.E., 1961. The paradox of the plankton. *The American naturalist* 95, 137-145.
- Irwin, A. J., Finkel, Z. V., Schofield, O. M., Falkowski, P. G., 2006. Scaling-up from nutrient physiology to the size-structure of phytoplankton communities. *Journal of Plankton Research*, 28(5), 459-471.
- Jain, A.K., Murty, M.N., Flynn, P.J., 1999. Data clustering: a review. *ACM computing surveys (CSUR)* 31, 264-323.
- Jiang, G.-S., Shu, C.-W., 1996. Efficient Implementation of Weighted ENO Schemes. *Journal of Computational Physics* 126, 202-228.
- Johnson, Z.I., Zinser, E.R., Coe, A., McNulty, N.P., Malcolm, E., Woodward, S., Chisholm, S.W., 2006. Niche Partitioning Among *Prochlorococcus* Ecotypes Along Ocean-Scale Environmental Gradients *Science* 311, 1737-1740.
- Kaufman, L., Rousseeuw, P.J., 1990. Partitioning around medoids (program pam). *Finding groups in data: an introduction to cluster analysis*, 68-125.
- Klausmeier, C. A., Litchman, E., Levin, S. A., 2007. A model of flexible uptake of two essential resources. *Journal of theoretical biology*, 246(2), 278-289.
- Landeira, J.M., Ferron, B., Lunven, M., Morin, P., Marié, L., Sourisseau, M., 2014. Biophysical Interactions Control the Size and Abundance of Large Phytoplankton Chains at the Ushant Tidal Front. *PloS one* 9, e90507.
- Large, W.G., McWilliams, J.C., Doney, S.C., 1994. Oceanic vertical mixing: a review and a model with a nonlocal boundary layer parameterization. *Review in Geophysics* 32, 363-403.
- Le Boyer, A., Cambon, G., Daniault, N., Herbette, S., Le Cann, B., Marié, L., Morin, P., 2009. Observations of the Ushant tidal front in September 2007. *Continental Shelf Research* 29, 1026-1037.
- Le Corre, P., L'Helguen, S., 1993. Nitrogen source for uptake by *Gyrodinium* cf. *aureolum* in a tidal front. *Limnology and Oceanography* 38, 446-451.
- Le Fèvre, J., Grall, J.R., 1970. On the relationships of *Noctiluca* swarming off the western coast of brittany with hydrological features and plankton characteristics of the environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 4, 287-306.

Le Fèvre, J., Viollier, M., Le Corre, P., Dupouy, C., Grall, J.R., 1983. Remote Sensing Observations of Biological Material by LANDSAT along a Tidal Thermal Front and their Relevancy to the Available Field Data. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 16, 37-50.

Le Pape, O., Jean, F., Ménesguen, A., 1999. Pelagic and benthic trophic chain coupling in a semi-enclosed coastal system, the Bay of Brest (France): a modelling approach. *Marine Ecology Progress Series*, 189, 135-147.

Legendre, L., Robineau, B., Leblanc, B., 1999. Single-celled cyanobacteria in the first-year sea ice and ice-covered waters of the Northern Hemisphere. *Bulletin de l'Institut océanographique*, 169-174.

Litchman, E., Klausmeier, C.A., Schofield, O.M., Falkowski, P.G., 2007. The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities: scaling from cellular to ecosystem level. *Ecology letters* 10, 1170-1181.

Liu, W.T., Katsaros, K.B., Busiger, J.A., 1979. Bulk Parametrization of Air-Sea Exchanges of Heat and Water Vapor Including the Molecular Constraints at the Interface. *Journal of Atmospheric Sciences* 36, 1722-1735.

Liu, X.-D., Osher, S., Chan, T., 1994. Weighted Essentially Non-Oscillatory Schemes *Journal of Computational physics* 115, 200-212.

MacIntyre, H.L., Kana, T.M., Anning, T., Geider, R.J., 2002. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria. *Journal of Phycology* 38, 17-38.

Maguer, J.-F., L'Helguen, S., Caradec, J., Klein, C., 2011. Size-dependent uptake of nitrate and ammonium as a function of light in well-mixed temperate coastal waters. *Continental Shelf Research* 31, 1620-1631.

Marañón, E., Cermeno, P., López-Sandoval, D. C., Rodríguez-Ramos, T., Sobrino, C., Huete-Ortega, M., Blanco, J.M., Rodriguez, J., 2013. Unimodal size scaling of phytoplankton growth and the size dependence of nutrient uptake and use. *Ecology letters*, 16(3), 371-379.

Margalef, R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica acta* 1, 493-509.

Marie, D., Brussaard, C., Partensky, F., Vaulot, D., Wiley, J., 1999. Flow cytometric analysis of phytoplankton, bacteria and viruses. *Current protocols in cytometry* 11, 1-15.

Mariette, V., Le Cann, B., 1985. Simulation of the formation of Ushant thermal front. *Continental Shelf Research* 4, 637-660.

Mariette, V., Rougier, G., Salomon, J.C., Simon, B., 1982. Courants de marée et mer d'Iroise. *Oceanologica acta* 5, 149-160.

Mitra, A., Flynn, K.J., 2010. Modelling mixotrophy in harmful algal blooms: More or less the sum of the parts? *Journal of Marine Systems* 83, 158-169.

Moore, L. R., Post, A. F., Rocap, G., Chisholm, S. W., 2002. Utilization of different nitrogen sources by the marine cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *Limnology and Oceanography*, 47(4), 989-996.

Olson, R.J., Chisholm, S.W., Zettler, E.R., Altabet, M.A., Dusenberry, J.A., 1990. Spatial and temporal distributions of prochlorophyte picoplankton in the North Atlantic Ocean. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 37, 1033-1051.

Osmond, C., Valaane, N., Haslam, S., Votila, P., 1995. An empirical model of the phytoplankton chlorophyll: carbon ratio-the conversion factor between productivity and growth rate. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43, 788-796.

Pairaud, I.L., Auclair, F., Marsaleix, P., Lyard, F., Pichon, A., 2008a. Dynamics of the semi-diurnal and quarter-diurnal internal tides in the Bay of Biscay. Part 2: Baroclinic tides. *Continental Shelf Research* 30, 253-269.

Pairaud, I.L., Lyard, F., Auclair, F., Letellier, T., Marsaleix, P., 2008b. Dynamics of the semi-diurnal and quarter-diurnal internal tides in the Bay of Biscay. Part 1: Barotropic tides. *Continental Shelf Research* 28, 1294-1315.

Partensky, F., Hess, W.R., Vaulot, D., 1999. *Prochlorococcus*, a Marine Photosynthetic Prokaryote of Global Significance *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 63, 106-127.

Penven, P., Debreu, L., Marchesiello, P., McWilliams, J.C., 2006. Evaluation and application of the ROMS 1-way embedding procedure to the central california upwelling system. *Ocean Modelling* 12, 157-187.

Pingree, R.D., 1978. Cyclonic eddies and cross-frontal mixing. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 58, 955-963.

Pingree, R.D., Holligan, P.M., Mardell, G.T., 1978. The effects of vertical stability on phytoplankton distributions in the summer on the northwest European Shelf. *Deep Sea Research* 25, 1011-1028.

Raven, A., Finkel, Z. V., Irwin, A. J., 2005. Picophytoplankton: bottom-up and top-down controls on ecology and evolution. *Vie et Milieu*, 55(3-4), 209-216.

Rees, A.P., Joint, I.R., Donald, K.M., 1999. Early spring bloom phytoplankton-nutrient dynamics at the Celtic Sea Shelf Edge. *Deep Sea Research I* 46, 483-510.

Schultes, S., Sourisseau, M., Le Masson, E., Lunven, M., Marié, L., 2013. Influence of physical forcing on mesozooplankton communities at the Ushant tidal front. *Journal of Marine Systems* 109-110, S191-S202.

Shchepetkin, A.F., McWilliams, J.C., 2005. The regional oceanic modeling system (ROMS): a split-explicit, free-surface, topography-following-coordinate oceanic model. *Ocean Modelling* 9, 347-404.

Sournia, A., Brylinski, J.-M., Dallot, S., Le Corre, P., Leveau, M., Prieur, L., Froget, C., 1990. Fronts hydrologiques au large des côtes françaises : Les sites ateliers du programme Frontal. *Oceanologica acta* 13, 413-438.

Straile, D., 1997. Gross growth efficiencies of protozoan and metazoan zooplankton and their dependence on food concentration, predator-prey weight ratio, and taxonomic group. *Limnology and Oceanography*, 42(6), 1375-1385.

Suzuki, K., Handa, N., Kiyosawa, H., Ishizaka, J., 2003. Distribution of the prochlorophyte *Prochlorococcus* in the central Pacific Ocean as measured by HPLC. *Limnology and Oceanography* 40, 983-989.

Sverdrup, H.U., 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *Journal du Conseil* 18, 287-295.

Tilman, D., 1987. On the meaning of competition and the mechanisms of competitive superiority. *Functional Ecology*, 304-315.

Vallina, S.M., Ward, B.A., Dutkiewicz, S., Follows, M.J., 2014. Maximal feeding with active prey-switching: A kill-the-winner functional response and its effect on global diversity and biogeography. *Progress in Oceanography* 120, 93-109.

Verity, P.G., Robertson, C.Y., Tronzo, C.R., Anderws, M.G., Nelson, J.R., Sieracki, M.E., 1992. Relationships between cell volume and the carbon and nitrogen content of marine photosynthetic nanoplankton. *Limnology and Oceanography* 37, 1434-1446.

Videau, C., 1987. Primary production and physiological state of phytoplankton at the Ushant tidal front (west coast of Brittany, France). *Marine Ecology Progress Series* 35, 141-151.

Zubkov, M.V., Sleight, M.A., Burkill, P.H., 2000. Assaying picoplankton distribution by flow cytometry of underway samples collected along a meridional transect across the Atlantic ocean. *Aquatic Microbial Ecology* 21, 13-20.

Appendix : Table A1

Param	Signification	Value	Unit
dt	Time step (t+1-t)	100	sec
npmax	Phytoplankton numbers	120	n.d
C _{ext}	Phytoplankton subsisting treshhold	1.10 ⁻⁶	mmolP.m ⁻³
R_NP	N:P	16	mol/mol
R_SiP	Si:P	16	mol/mol
R_C_ChI	C:ChI	DIA :50 ^(b) LND: 100 ^(b) SNP-PRO : 300 ^(b)	mg/mg
μ _{max}	Maximal growth rate	DIA : 5 ^(b) LND : 4 ^(b) SNP-PRO :2.8 ^(b)	d ⁻¹
k _{par}	PAR saturation coefficient (mean-std)	DIA-LND : 0.004-0.003 ^(c) SNP-PRO : 0.012-0.01 ^(a-b)	(μEin.m ⁻² .s ⁻¹) ⁻¹
κ _{PO4}	PO ₄ half-saturation constant	DIA-LND :0.05-0.07 ^(c) SNP : 0.015-0.035 ^(a-b) PRO : 0.005-0.010 ^(d)	mmolP.m ⁻³
κ _{NH4}	NH ₄ half-saturation constant	DIA-LND : 0.4-0.56 ^(c) SNP : 0.12-0.28 ^(a-b) PRO : 0.04-0.08 ^(d)	mmolN.m ⁻³
κ _{NO2}	NO ₂ half-saturation constant	DIA-LND :0.8-1.12 ^(c) SNP : 0.24-0.56 ^(a-b) PRO : 0.08-0.16 ^(d)	mmolN.m ⁻³
κ _{NO3}	NO ₃ half-saturation constant	DIA-LND :0.8-1.12 SNP : 0.24-0.56 ^(a-b)	mmolN.m ⁻³
κ _{Si}	Si half-saturation constant	DIA : 1 ^(b)	mmolSi.m ⁻³
k _{inhib}	PAR inhibition coefficient (mean-std)	1.10 ⁻³ -5.10 ⁻⁵ (a-b-c)	(μEin.m ⁻² .s ⁻¹) ⁻¹
T _{opt}	Phytoplankton Temperature Optimum (min-max)	5-25 ^(c)	°C
A	Phytoplankton Temperature Coefficient A	1.04 ^(a-b)	
B	Phytoplankton Temperature Coefficient B	0.001 ^(a-b-c)	°C ⁻¹

T_{power}	Temperature Exponent	$4^{(a-b)}$	
T_{norm}	Temperature normalisation coefficient	$0.3^{(a-b)}$	
T_{coef}	Temperature normalisation coefficient	$0.33^{(a-b)}$	
palat($z_{1,j}$)	Microzooplankton palatability	DIA : $0.28^{(a)}$ LND : $0.4^{(a)}$ SNP-PRO : $1^{(a)}$	
palat($z_{2,j}$)	Mesozooplankton palatability	DIA : $0.7^{(a)}$ LND : $1^{(a)}$ SNP-PRO : $0.2^{(a)}$ Microzoo : $1^{(a)}$	
ExportFracP	Fraction of Phytoplankton Mortality exported as particulate matter	DIA-LND : $50^{(a-b)}$ SNP-PRO : $20^{(a-b)}$	%
K_{pPOP}	POP Remineralisation rate	$0.033^{(a-b)}$	d^{-1}
K_{pPON}	PON Remineralisation rate	$0.033^{(a-b)}$	d^{-1}
K_{pPOSi}	POSi Remineralisation rate	$0.0033^{(a-b)}$	d^{-1}
K_{dDOP}	DOP Remineralisation rate	$0.2^{(d)}$	d^{-1}
K_{dDON}	DON Remineralisation rate	$0.2^{(d)}$	d^{-1}
K_{nitNO_2}	Nitrification rate	$0.1^{(a-b)}$	d^{-1}
K_{nitNO_3}	Nitrification rate	$0.033^{(a-b)}$	d^{-1}
SinkPOP	POP sinking rate	$10^{(a-b)}$	m.d^{-1}
SinkPON	PON sinking rate	$10^{(a-b)}$	m.d^{-1}
SinkPOSi	POSi sinking rate	$10^{(a-b)}$	m.d^{-1}
sigma	NO_x uptake inhibition by NH_4	$4.6^{(a-b)}$	mmolSi.m^{-3}
mortp	Phytoplankton mortality rate	$0.1^{(a-b)}$	d^{-1}
assef($z_{1,j}$)	Phytoplankton Assimilation efficiency for microzooplankton	$30^{(c)}$	%
assef($z_{2,j}$)	Phytoplankton Assimilation efficiency for mesozooplankton	$30^{(c)}$	%
grazemax	Maximal grazing rate	$Z_1 : 1.5^{(d)}$ $Z_2 : 0.5^{(a)}$	d^{-1}
ksatgraz	Grazing half-saturation constant	$0.07^{(c)}$	mmolP.m^{-3}
mortz	Linear mortality rate	$Z_1 : 0.033^{(a-b)}$ $Z_2 : 0.001^{(d)}$	d^{-1}
mortquadz	Mesozooplankton quadratic mortality rate	$0.01 * Z_2 / 0.01^{(d)}$	d^{-1}

assefzoo	Assimilation efficiency of microzooplankton for mesozooplankton	30 ^(a-b)	%
ExportFrac Graz	Sloppy-feeding exported as particulate matter	80 ^(a)	%
ExportFracZ	Mortality exported as particulate matter	Z ₁ : 20 ^(a) Z ₂ : 70 ^(a)	%

Table A1 : Model parameters (Z1) microzooplankton, (Z2) mesozooplankton, (j) prey index (i.e. single phytoplankton phenotypes or microzooplankton). The origin of each parameter is indicated in brackets (superscript) : (a) Follows et al., 2007; (b) Goebel et al., 2010; (c) field data; (d) adjusted for this study.

Chapitre 5 : Lien entre hydrodynamisme et diversité phénotypique

Ce chapitre porte sur les interactions entre processus physiques et biologiques au dans la zone de front de marée d'Ouessant durant l'été, période à laquelle le front est particulièrement marqué. Il s'agit d'un article qui a également été soumis dans '*Journal of Marine Systems*'.

5.1 Résumé

Les fronts de marée sont des zones particulièrement dynamiques, souvent caractérisées par des fortes biomasses phytoplanctoniques et des fortes productions primaires. Cependant, la description de la diversité microbienne fonctionnelle à l'origine de ces fortes productions est encore incomplète et partiellement documentée. Dans cet article, nous utilisons un modèle numérique simulant un grand nombre de phénotypes phytoplanctoniques pour étudier les patrons 3D de distributions de l'abondance et de la diversité dans la mer d'Iroise (Bretagne Occidentale). Nos résultats suggèrent que, durant l'été, le front de marée d'Ouessant structure la richesse spécifique. Un maximum de diversité est observé dans la couche de surface, légèrement à l'Ouest de la position frontale (c.a.d. non exactement co-localisé avec les plus fortes concentrations de phytoplancton). La composition phénotypique des différentes sous-régions, qui définissent des régimes hydrodynamiques distincts, est discutée dans cette étude.

Les processus de croissance locale et de transport physique permettent d'expliquer la distribution simulée. Nos résultats montrent encore qu'une forte proportion (64%) des phénotypes présents sur la zone d'étude au mois de Septembre est ubiquiste sur l'ensemble du domaine étudié, présent donc à la fois dans la zone frontale et des deux côtés du front.

La zone frontale ne présente pas de différences significatives avec la zone mélangée à l'Est et le maximum de subsurface (DCM) dans la zone offshore stratifiée. De plus, seulement trois phénotypes se trouvent uniquement dans la zone de maximum de diversité (dans le comptage de la diversité) et présentent une croissance locale.

Ainsi, le maximum de diversité est composé, outre ces trois phénotypes spécifiques, d'une combinaison de phénotypes ubiquistes et d'espèces picoplanctoniques venant de la zone stratifiée au large (à la fois la surface et le DCM), qui sont transportés via le transport physique.

Ces résultats sont discutés dans l'article, à la lumière de la circulation dans la zone frontale.
Les processus identifiés par cette étude sont extrapolables à d'autres systèmes de fronts de

5.2 Article : Assessing spatial and temporal variability of phytoplankton communities' composition in the Iroise Sea ecosystem (Brittany, France): a 3D modeling approach. Part 2 : Linking summer mesoscale distribution of phenotypic diversity to hydrodynamism

Assessing spatial and temporal variability of phytoplankton communities' composition in the Iroise Sea ecosystem (Brittany, France): a 3D modeling approach.

Part 2: Linking summer mesoscale distribution of phenotypic diversity to hydrodynamism

Authors : Mathilde Cadier^{a,*}, Marc Sourisseau^b, Thomas Gorgues^c, Christopher A. Edwards^d, Laurent Memery^a

^a *Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin, UMR CNRS/IFREMER/IRD/UBO 6539, Plouzané, France*

^b *Département Dynamiques de l'Environnement Côtier/PELAGOS, Ifremer Centre de Brest, Plouzané, France*

^c *Laboratoire d'Océanographie Physique et Spatiale, UMR CNRS/IFREMER/IRD/UBO 6523 Ifremer, Centre de Brest, Plouzané, France*

^d *Institute of Marine Sciences, University of California, Santa Cruz, CA 95064, USA*

**Corresponding author. Tel +33 2 98 49 88 18. E-mail address: mathilde.cadier@laposte.net*

Highlights

- Tidal front shapes the diversity (species richness) with a maximum in its stratified warm side
- Phenotypes from the well-mixed area and from the stratified side (including the Deep Chlorophyll Maximum) are brought together in this surface diversity maximum

- Upward transport and horizontal mixing induced by frontal dynamics play a key role in simulated diversity patterns

Abstract

Tidal front's ecosystems are especially dynamic environments usually characterized by high phytoplankton biomass and high primary production. However, the description of functional microbial diversity occurring in these regions remains only partially documented. In this article, we use a numerical model, simulating a large number of phytoplankton phenotypes to explore the three-dimensional spatial patterns of phytoplankton abundance and diversity in the Iroise Sea (western Brittany). Our results suggest that, in boreal summer, a seasonally marked tidal front shapes the phytoplankton species richness. A diversity maximum is found in the surface mixed layer located slightly west of the tidal front (i.e. not strictly co-localized with high biomass concentrations) which separates tidally mixed from stratified waters. Differences in phenotypic composition between sub-regions with distinct hydrodynamic regimes (defined by vertical mixing, nutrients gradients and light penetration) are discussed. Local growth and/or physical transport of phytoplankton phenotypes are shown to explain our simulated diversity distribution. We find that a large amount (64%) of phenotypes present during the considered period of September are ubiquitous, found in the frontal area and on both sides of the front (i.e. over the full simulated domain). The frontal area does not exhibit significant differences between its community composition and that of either the well-mixed region or an offshore Deep Chlorophyll Maximum (DCM). Only three phenotypes (out of 77) specifically grow locally and are found at substantial concentration only in the surface diversity maximum. Thus, this diversity maximum is composed of a combination of ubiquitous phenotypes with specific picoplankton deriving from offshore, stratified waters (including specific phenotypes from both the surface and the DCM) and imported through physical transport, completed by a few local phenotypes. These results are discussed in light of the three-dimensional general circulation at frontal interfaces. Processes identified by this study are likely to be common in tidal front environments and may be generalized to other shallow, tidally mixed environments worldwide.

Keywords : Plankton Functional Traits - Biodiversity – Biogeography - Local adaptation – Dynamical Transport - Tidal Front

5.2.1 Introduction

Marine phytoplankton plays a key role as the first link in ocean food webs, producing ~45% of the Earth's annual net primary production and ~75% in the ocean globally (Falkowski *et al.*, 2004). In every location of the ocean, a large number of species with very diverse genetic, taxonomic or functional characteristics generally coexist. The maintenance of high biological diversity is crucial to ensure resilience of ecosystem functioning (Ptacnik *et al.*, 2008) as it allows complementarities between species or taxa to efficiently access heterogeneously distributed resources (Chisholm, 1992). Coexistence between phenotypes having various physiological and functional traits is enabled by several complementary mechanisms. Among them, ecological processes of adaptation (through selection of optimal traits within evolutionary mutational changes) and acclimation (i.e. phenotypic plasticity) enable species locally adapted to environmental conditions to thrive. As long as the residence time of water masses is sufficiently long (i.e. steady state), interspecific competition occurs, benefiting of species with the highest fitness. Indeed, following the resource competition theory (Tilman, 1977, 1982), species with the lowest positive equilibrium resource concentration R^* (which measures the fitness of each phenotypes) will exclude other, locally less adapted, organisms over time. This process of natural selection (bottom up control) could lead to diversity decline. However, high variability in environmental conditions at timescales similar to phytoplankton ecological rates prevents complete exclusion and contributes to the maintenance of high diversity levels (Hutchinson, 1961; Sommer, 1984; Hutson, 1979; Huisman and Weissing, 2001; Scheffer *et al.*, 2003). The local processes alone are not sufficient to explain observed diversity patterns in the ocean; rather physical processes are likely necessary to gather phytoplankton types from different regions through advective transport by ocean currents combined with mixing that yields dispersion. Thereby, the contemporaneous disequilibrium framework (Richerson *et al.*, 1970) suggests that dispersal in dynamical ocean contributes to maintain low fitness phenotypes in significant proportion by preventing the system to achieve stable equilibrium. Indeed, as described by MacArthur and Wilson (1967), passive movements of species through physical transport associated with mixing have the potential to significantly affect qualitative and quantitative measures of local diversity by combining properties from one region to another.

According to the neutral theory of biodiversity (Hubbell, 2001), the fate of species, that are considered to be equivalent in terms of fitness, is locally governed by stochastic processes

(ecological drift) rather than determined by environmental traits selection. In contrast with niche segregation theory and resource competition, the observed diversity patterns would therefore be primarily explained by replenishment/discharge of local species pool through physical dynamics. As a matter of fact, the processes of local growth, competitive exclusion and physical dispersal shape ocean diversity landscape and interact with their individual impact depending on their relative timescale (Clayton *et al.*, 2013).

At the global scale, marine microbial diversity has been explored through several field studies (Hillebrand, 2004; Irigoien *et al.*, 2004; Pommier *et al.*, 2007; Fuhrman *et al.*, 2008) and modeling efforts (Barton *et al.*, 2010). Species richness varies with latitude generally by decreasing from tropics to poles (corresponding to a low to high environmental variability). Also, it has been shown that dynamical transport contributes to higher local diversity (α) by decreasing the differences between distinct oceanic regions in terms of phytoplankton community composition (Clayton *et al.*, 2013; Levy *et al.*, 2014).

At the regional and local scales, nutrient distribution as well as primary producers' abundance and diversity patterns are likewise affected by physical processes (McGillicuddy, 2016), as are uptake rates, primary production (Levy *et al.*, 2001 ; Rivi re et Pondaven, 2006) and carbon export (Sharples *et al.*, 2008). Transport over about a hundred kilometers is sufficient and acts sufficiently rapidly to significantly shape the diversity of planktonic ecosystems at local scales (Adjou *et al.* 2012). Thus, local and regional diversity patterns are strongly influenced by large-scale diversity (Ricklefs, 1987).

The presence of time-evolving mesoscale (10-100 km) structures with a lifetime of the same order of magnitude as phytoplankton generation timescales (D'Ovidio *et al.*, 2010) may impact the regional diversity landscape by creating ecological niches in many distinct ways. Because the lifetime of eddies or vortices is longer than a few days, water masses in their interiors remain isolated and could act as shelters for less-fit species (Bracco *et al.*, 2000; Perruche *et al.*, 2011) whereas their edges and other frontal interfaces are generally more diverse than surrounding areas (Levy *et al.*, 2015) for two complementary reasons. Specificities of the frontal interfaces are then explained by (i) the encounter between water masses from both sides of the front (Perruche *et al.*, 2011) which may increase the number of different species coexisting locally at the interface and (ii) the local growth of opportunistic fast growing phenotypes which might be enabled by vertical mixing and a net upward nutrient flux into the euphotic layer (Levin and Paines 1974; Claustre *et al.*, 1994; Barton, 2014).

However, the relative importance of these two complementary mechanisms (passive transport and local growth) on high diversity at fronts has not been effectively tested. This study uses

the detailed properties of a DARWIN-derived model (Follows *et al.*, 2007) to explore phenotypic diversity patterns in the tidal front ecosystem of the Iroise Sea. The Ushant front is characterized by a sharp horizontal temperature gradient of $2^{\circ}\text{C.km}^{-1}$ (Mariette, 1983) associated with high chlorophyll concentration during summer, from May to October (Le Boyer *et al.*, 2009). Its position, located roughly where the 15°C surface temperature isotherm intersects the surface (fig. 5.1), oscillates with different time frequencies, varying from seasonal to bi-weekly and semi-diurnal periods according to tidal fluctuations and annual forcing variations. Observed high phytoplankton biomass in the vicinity of the front location has been shown to be related to a local increase of inorganic nutrients (Savidge, 1976). In this study, we use the model to investigate underlying processes contributing to biomass and phenotypic diversity patterns at the front. We specifically examine interactions between phenotypes competing for light and macronutrients in this very dynamic frontal environment. We aim at quantifying the relative roles of local biological processes and physical transport in shaping the diversity in this frontal ecosystem.

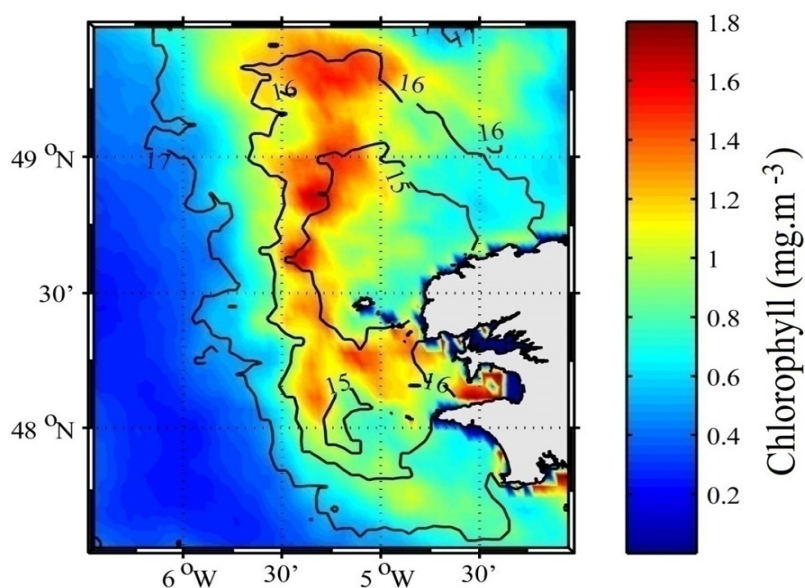


Figure 5.1 : Surface chlorophyll in September 2007, computed from SeaWiFS satellite observations, following Gohin *et al.*, 2002. Black contour line represents Sea Surface Temperature from MODIS

5.2.2 Method

We use a three dimensional numerical physical-biogeochemical model to describe the distribution of a large number of phytoplankton phenotypes across the Ushant Front during a summer period. The simulations conducted in this study use the exact same set-up as that presented in Cadier *et al.*, *subm.*

5.2.2.1 Physical model

A ROMS-AGRIF model regional configuration is used to simulate ocean circulation and thermodynamics. The modeled area extends over the whole Iroise Sea, from 47.5 to 49.5° N and 4 to 6.5°W with horizontal resolution of 1.5 km and 30 sigma vertical levels. A single year is integrated three times by repeating the simulation with a set of forcing and boundaries conditions derived from observations made during the year 2007. Results discussed in this study covers a period of one month corresponding to September of the third year. This choice is justified by the fact that September is the period when the Ushant Front is the most pronounced both in observations and in our simulations. Expression of processes shaping the diversity in frontal environment is therefore most pronounced during this period. Moreover, this reduced time period of one month also allow analysis of high frequency variability in the tidal front properties while avoiding bias in the zonal front position resulting from a longer integration period and that is not addressed by this study.

5.2.2.2 Biological and ecological model

The biogeochemical model resolves lower trophic levels with the phytoplankton compartment divided into 120 phenotypes into the phytoplankton compartment and the zooplankton compartment consisting of two size classes (micro- and mesozooplankton). Our model also simulates inorganic nutrients as nitrogen (in different forms), phosphorus and silica as well as dissolved and particulate organic matter. Phytoplankton is equally divided in four functional types. Among them, two are small and belong to the picoplankton size class with low maximum growth rate and high affinity for nutrients. They loosely represent either *Prochlorococcus sp.* analogs (PRO; that use only ammonium source of nitrogen for growth

or *Synechococcus* sp. and more generally picoeucaryote analogs, labeled as ‘small non *Prochlorococcus*’ (SNP) generic group. The two other phytoplankton groups represent large, microphytoplankton cells with higher growth rate but lower affinity for nutrients and light compared to small cells. Some within this category require silica to grow and are assigned to diatoms (DIA) while the remaining phenotypes are called ‘Large Non Diatoms’ (LND), comprising mainly dinoflagellates and nanoflagellates with lower maximal growth rates than diatoms. A general description of the model that has been generally used at global scale is found in Follows *et al.*, 2007. A regional configuration model has also been applied to the California Current System (Goebel *et al.*, 2010). Specific design and parameters of our simulation are described in Cadier *et al.*, *subm.* and therefore only the main characteristic of the simulations are recalled in this study. Within the four functional groups, each phytoplankton phenotype is unique, with its own particular combination of growth rates parameters associated with temperature, light intensity and nutrient requirements, randomly assigned from a plausible range of parameters defined according to the functional group. This random selection of parameters results in a large mixture of phenotypes each of which has optimal growth potential in fairly unique environmental conditions.

Our model setup allows the emergence of entirely new phytoplankton phenotypes while a simulation is underway. A phenotype experiencing no positive growth anywhere in the model grid suffers only biomass reductions, and when its biomass falls below 10^{-6} mmolP.m⁻³ in all grid cells, it is substituted by a new, randomly assigned, homolog from the same functional group. Newly created phenotypes are homogeneously initialized at 10^{-4} mmolP.m⁻³ throughout the model domain. Phytoplankton phenotypes are uniquely numbered, ranging from 1 to 584 across the simulation. The number of substitutions decreases over time, with a plateau achieved after the first year and some convergence toward fewest substitutions during the third year (fig. 5. 2, A and C). The community tends to optimize with respect to regional environmental conditions with some regionally adapted phenotypes maintained throughout winter from one year to the next although the substitution rate remains highest during winter. Indeed, the frequency of substitutions in all groups decreases during summer (fig. 5. 2) as environmental conditions (mainly temperature and in a less extent light availability) become more favorable to growth.

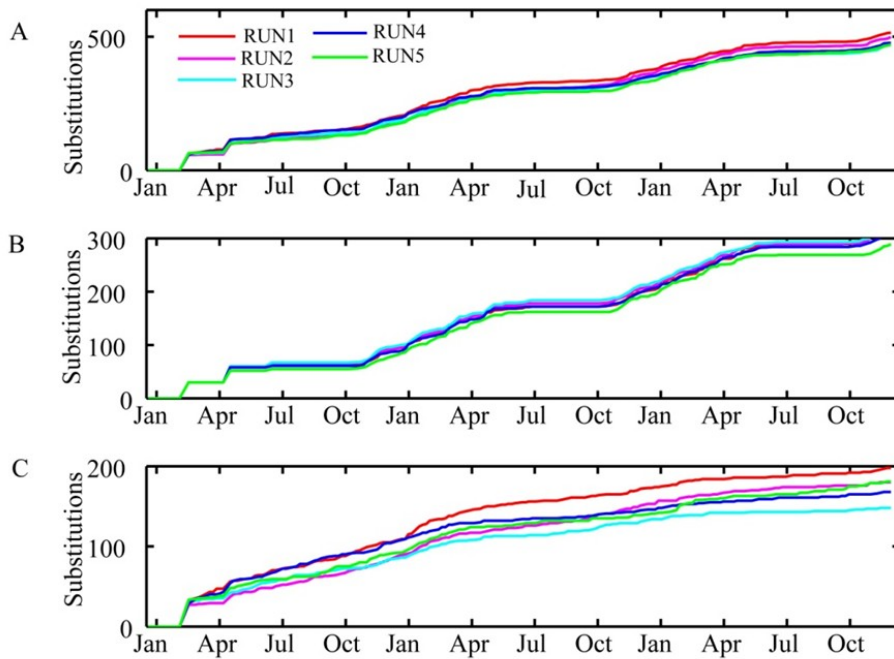


Figure 5.2 : Three years cumulative sums of the number of substitutions inside (A) total phytoplankton population, (B) *Prochlorococcus sp.* group only and (C) total phytoplankton except *Prochlorococcus sp.* analogs for five different realizations of the simulation

The use of substitutions during simulations allows considerable reduction in the number of simulations by testing simultaneously numerous growth strategies while using a limited number of phytoplanktonic variables. The same effect has been demonstrated by Sauterey *et al.*, 2014 using periodically generated mutations within the phytoplankton community and resulting in an increase in robustness of modeled patterns and enhanced repeatability among runs with low initial richness. Therefore, this method allow a better sampling of traits space within the phytoplankton community and leads to faster convergence toward an 'optimal' community at the regional scale compared to classical 'everything is everywhere' approach with fixed phytoplankton strategies (Follows *et al.*, 2007; Dutkiewicz *et al.*, 2009), although long-term emergent ecosystem properties remain unchanged.

As a consequence, we based our work on the study of five realizations of the simulation with different initial seeding (different random collections of growth rate parameters). In those simulations, an average of 182.4 substitutions occurs during the first year, 166.6 and 137.2 for second and third years respectively. Moreover, all five realizations lead to similar results in

terms of temporal dynamics of substitutions during the three simulated years (fig. 5.2). Prognostic selection of communities' average functional traits according to environmental conditions in light, temperature and macronutrients availability is also quite similar across realizations (fig. 5. 3). Due to those similarities and clarity purposes, the subsequent presented results are thus based on one of the five realizations. A careful attention has been given to the universality (among our five realizations) of the processes highlighted in the chosen realization.

Prochlorococcus sp. analogs are the most frequently substituted phenotypes with 113 substitutions during the third year of the selected simulation; these mainly occur during the winter period due to their high temperature optimum that makes them poorly suited to modeled surface temperature below 15°C. The group with the minimal number of substitutions is the SNP group with 7 substitutions, while LND and DIA go through 9 and 13 substitutions during the third year, respectively. The September, monthly average number of substitutions is 3.4 over the three years (1.7 in DIA, 0.7 in LND, 1 in SNP and no substitutions in PRO), indicating that the proportion of substituted phenotypes is not likely to interfere with our results in terms of diversity in a significant way.

5.2.2.3 Diversity measurements

Local diversity α

We measure the modeled species richness S in each grid point as the number of species j whose concentration P_j exceeds a relative threshold of 1% of total biomass P_{tot} .

$$S = \sum_{j=1}^N \left(P_j > \frac{1}{100} P_{\text{tot}} \right)$$

A phenotype resulting from substitution is added to the system at very low biomass throughout the domain and thus does not contribute to the calculation of species richness in any grid cell unless it has undergone an increase in its local concentration such that it contributes to at least 1% of total phytoplankton biomass in that cell. This approach prevents

an artificial species richness count due to substituted phenotypes in low phytoplankton biomass regions.

Evenness Index

We use the Shannon-Wiener index H to get a measure of equitability between phenotypes in each location of our model. This index gives a view of both species richness and the relative proportion of each phenotype j .

$$H = - \sum_{j=1}^N \left(\frac{P_j}{P_{\text{tot}}} \ln \frac{P_j}{P_{\text{tot}}} \right)$$

5.2.3 Results

5.2.3.1 Model solution

a Functional Traits Selection

Each phytoplankton phenotype exhibits a distinct combination of growth parameters concerning its preferences for light, temperature and nutrients. Monthly mean traits are thus calculated and provide insight into successful parameters in different regions (fig. 5.3). Indeed, realized phytoplankton communities within simulations consist of phenotypes that, based on their growth parameters, are better adapted to modeled environmental conditions.

In particular, strong selection pressure occurs relative to the affinity for light in September. Overall, regardless of the functional group or the region considered, phenotypes that have the highest affinity for low light levels are preferentially selected (fig. 5.3, A). For microphytoplankton (i.e. DIA and LND), the most abundant phenotypes in terms of monthly average biomass display light optima between 200 and 400 W.m^{-2} . Within picoplankton (i.e. SNP and PRO), phenotypes that grow optimally between 100 and 200 W.m^{-2} are the most competitive. *Prochlorococcus sp.* analogs are set up to require higher temperature for growth compared to the rest of simulated phytoplankton community (Cadier *et al.*, *subm.*). Consequently, temperature optima are even more discriminating than light optima for this

group (fig. 5. 3, C), and phenotypes that predominantly contribute in significant proportion to biomass have temperature optima below 22°C. Among other groups (DIA, SNP and LND), growth is promoted for phenotypes which have temperature optima in a less discriminant range, i.e. between 12 and 18°C. Finally, differences in nutrient affinity do not act as strong discriminating factors for selection within functional groups (fig. 5.3, B). In a given functional group (i.e. DIA, LND, SNP and PRO), the growth of the different phenotypes only weakly depends on their nutrients half-saturation constants and they are rather distributed over the entire range of biomass irrespective of this parameter. However, the nutrient affinity does explain most of the inter-group variability, since large phenotypes has higher nutrient requirements than smaller ones. Nutrient distribution is thus responsible for phytoplankton community bioregionalization in terms of functional groups in summer (Cadier *et al.*, subm.).

b Surface distribution

During summer, the tidal front separates tidally mixed waters over the continental shelf from stratified waters offshore. The surface mixed layer does not exceed a monthly average of 15 meters depth in the deepest offshore region while the shallower continental shelf waters are regularly homogenized by tides over the entire water column. Indeed, the averaged surface mixed layer depth is deeper in the North East region and reaches the Benthic Boundary Layer (BBL) near the coast, with less light available for photosynthesis (fig. 5. 4, A). On average in September, the domain is thus characterized by a horizontal temperature gradient at the surface with colder temperatures around 13-14°C in the well-mixed system compared to warmer temperatures of 17-18°C in the south-west (fig. 5.4, C). The distribution of phytoplankton phenotypes reflects these environmental conditions, with community having higher average temperature optima (16-17°C) in the offshore surface layer (fig. 5. 5, C). *Prochlorococcus sp.* analogs represent ~40% of the total phytoplankton biomass in this region (fig. 5. 4, F).

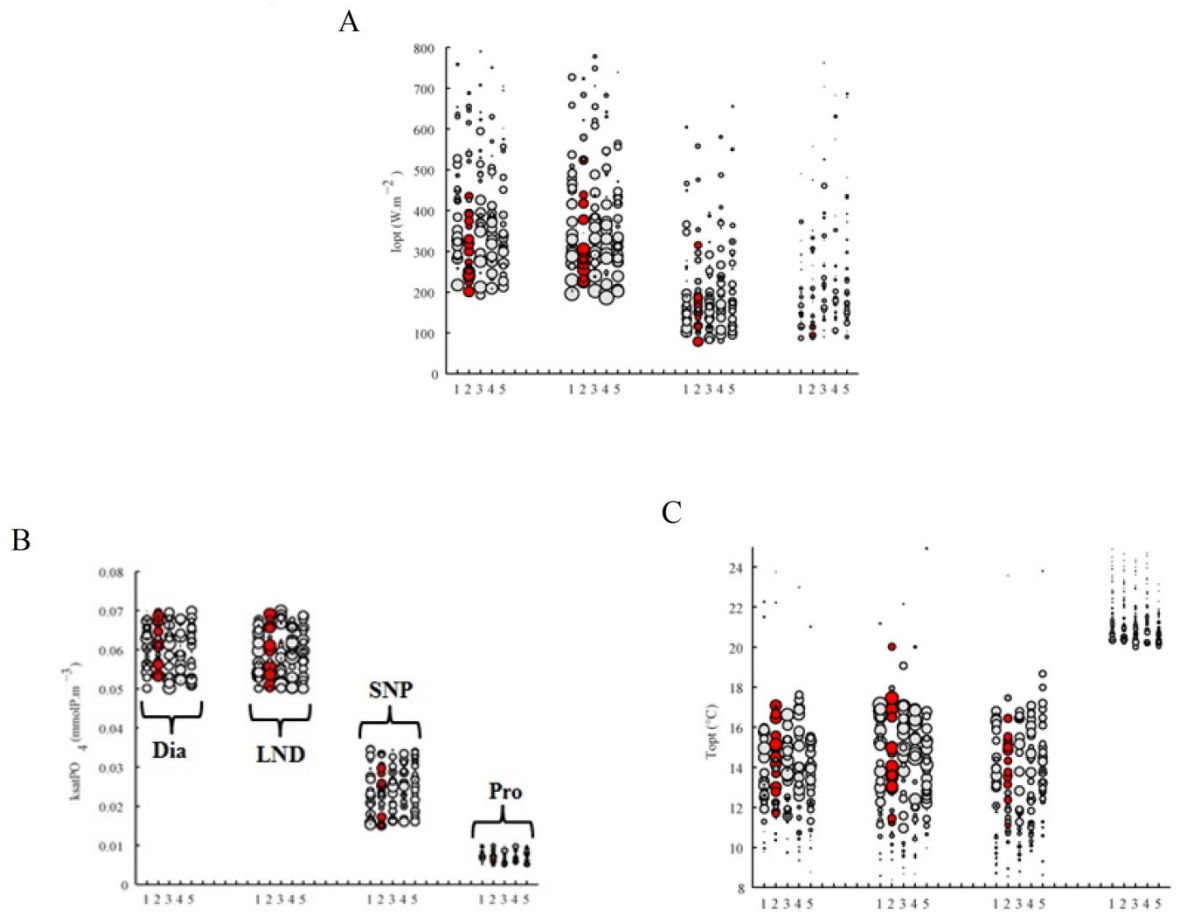


Figure 5.3 : Realized trait space in September for (A) light optimum ($W \cdot m^{-2}$), (B) phosphorus half saturation constant ($mmolP \cdot m^{-3}$) and (C) temperature optimum ($^{\circ}C$) inside each functional group; from left to right : diatoms, Large Non Diatoms (LND), Small Non Prochlorococcus (SNP) and *Prochlorococcus* sp. analogs for five realizations of the simulation. Scatter size is proportional to the monthly average relative biomasses of each phenotype over the mixed layer during September. The second realization is used for subsequent analyzes. Ubiquitous phenotypes are represented in red

Figure 5.5 B shows higher phosphate half saturation constants ($0.05-0.06 \text{ mmolP} \cdot m^{-3}$) within coastal, well-mixed waters compared to the surface of the seasonally stratified South-West region ($\sim 0.03 \text{ mmolP} \cdot m^{-3}$). The coastal tidally-mixed region is dominated by microplanktonic cells (i.e. LND and DIA), with three times greater concentration than picoplankton cells (SNP and PRO). On the opposite, surface waters of the stratified west side are more suitable for picoplanktonic cells that wider coexist with larger ones or dominate in the shallow surface mixed layer (. 5. 4, E). This behavior is directly constrained by higher nutrients concentrations in the well-mixed east side (exceeding $0.3 \text{ mmolP} \cdot m^{-3}$) compared to offshore, oligotrophic surface waters (fig. 5.4, B).

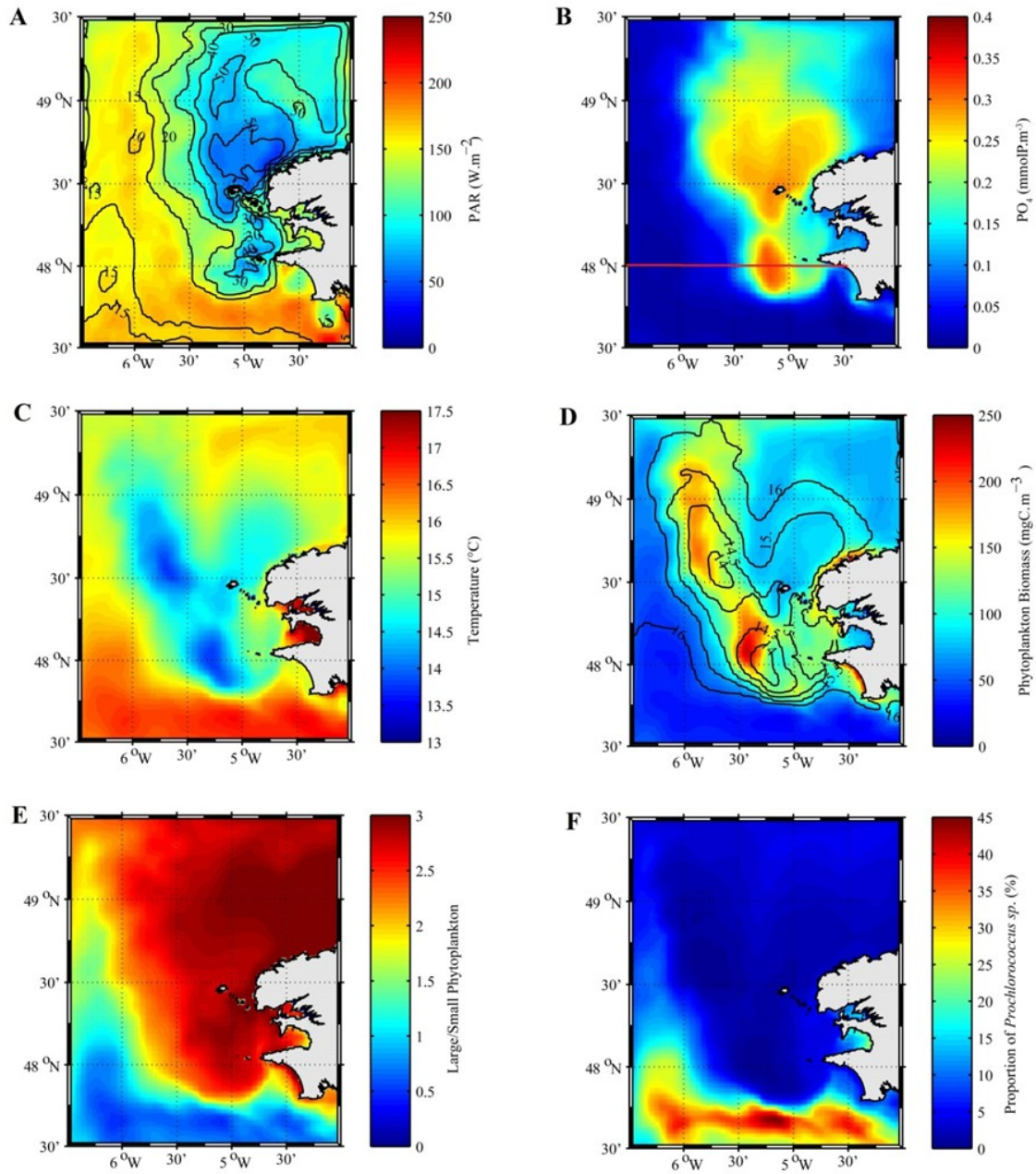


Figure 5.4 : Monthly (September) average, over the surface mixed layer, of (A) photosynthetic available radiation (W.m^{-2}) with contours of surface mixed layer depth (black line), (B) phosphate concentration (mmolP.m^{-3}) with the 48°N longitudinal transect (red line), (C) temperature ($^\circ\text{C}$), (D) phytoplankton biomass (mgC.m^{-3}) with contour of temperature (black line), (E) large/small phytoplankton ratio and (F) proportion of *Prochlorococcus* sp. phenotypes over total phytoplankton biomass

The frontal region itself does not provide local specific ecological characteristics in terms of phytoplankton functional group distribution (Cadier *et al.*, *subm.*) or realized functional traits (fig. 5. 5) although it exhibits the strongest simulated phytoplankton biomass, reaching more than 200 mgC.m^{-3} in September (fig. 5. 4, D and 6, A).

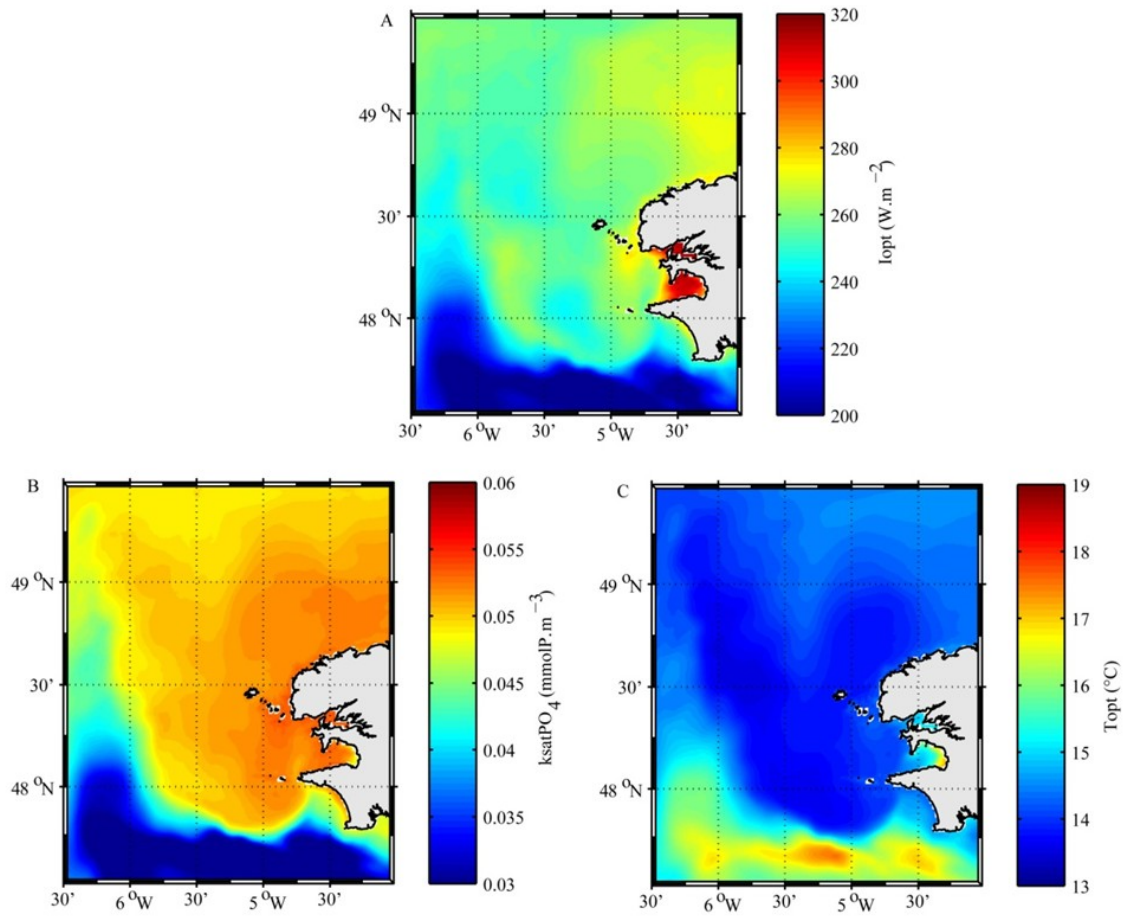


Figure 5.5 : Monthly average of mean values of functional traits weighted by phytoplankton biomass in the surface mixed layer in September: (A) light optimum ($W.m^{-2}$), (B) phosphorus half saturation constant ($mmolP.m^{-3}$) and (C) temperature optimum ($^{\circ}C$)

With regard to realized light traits, higher light requirements are simulated in the well-mixed coastal waters (fig. 5. 5, A) with averaged values of light optima of $\sim 260 W.m^{-2}$. Conversely, offshore surface waters contain phenotypes with higher affinity for low light levels despite this region having the highest mixed layer average photosynthetic available radiation in the model domain (fig. 5. 4, A). Indeed, in the stratified region, phytoplankton optimal growth is reached for a light intensity of $\sim 200 W.m^{-2}$. The presence of less phenotypes adapted to low light conditions in the less illuminated waters of the well-mixed region is connected to the trade-off between functional groups, foremost selected through their differential affinity for nutrients. Indeed, picoplankton cells (i.e. SNP and PRO), which predominate in the

oligotrophic highly illuminated surface waters to the west, are characterized by both low half saturation constants for nutrients and low light requirements.

c Vertical Structure

The vertical structure of phytoplankton biomass along the 48°N transect (fig. 5. 6, A) reveals high concentrations of 200 mgC.m^{-3} between 0 and 20 meters at the physical position of the front where isopycnal contours intersect the surface. The stratified westside region displays a deep chlorophyll maximum (hereafter DCM) at about 30 meters depth on average in September, with biomass of $\sim 100 \text{ mgC.m}^{-3}$, about half that of the frontal maximum value. In this stratified region, the community composition in terms of realized mean traits does not show a significant change in the light optima between the surface and DCM depth (fig. 5. 6, B). Indeed, only the distributions of communities' realized traits associated with temperature and nutrients affinities are vertically structured in stratified waters (fig, 6, C and D). Hence, the surface mixed layer provides optimal growing conditions for *Prochlorococcus sp.*, leading consequently a community having higher temperature optima, exceeding 16°C (fig. 5. 6, D), and very low phosphate half saturation constants, below $0.04 \text{ mmolP.m}^{-3}$ (fig. 5.6, C). In contrast, SNP, that have slightly higher requirements in nutrients concentrations compared to *Prochlorococcus sp.* analogs, are rather dominant at the DCM depth (Cadier *et al.*, subm.) which exhibit a biomass-weighted half saturation constant between 0.045 to $0.05 \text{ mmolP.m}^{-3}$ and a community's temperature optimum below 15°C .

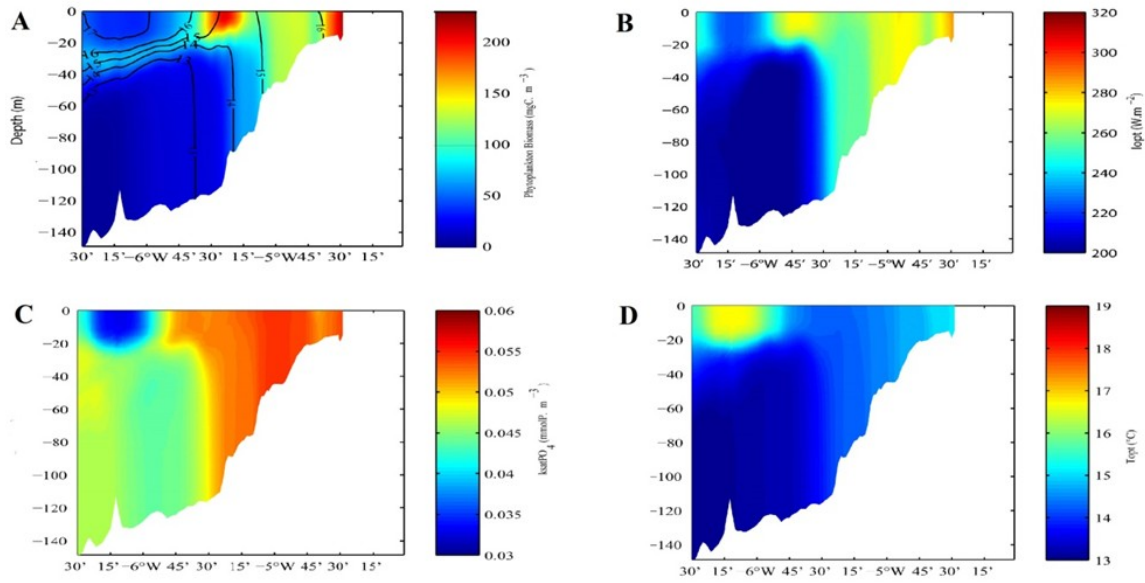


Figure 5.6 : Vertical distribution of (A) total modeled phytoplankton biomass (mgC.m^{-3}) along the 48°N transect (fig. 5. 4, B) with the surface isotherms ($^\circ\text{C}$). Vertical structure of September monthly average of functional traits weighted by phytoplankton biomass: (B) light optimum (W.m^{-2}), (C) phosphorus half saturation constant (mmolP.m^{-3}) and (D) temperature optimum ($^\circ\text{C}$)

5.2.3.2 Modeled Diversity

The surface α diversity (S) is computed over the surface mixed layer for each day of September and time averaged. The largest richness of $\sim 45 - 48$ coexisting phenotypes is located slightly west of the maximum biomass at the Ushant Front (fig. 5. 7, A and 5, D). The Shannon Index map shown on fig. 5. 7, B follows the same spatial distribution, suggesting that the phenotypic richness increase in the area immediately west of the front location is associated with both the presence of a large number of phenotypes and a large degree of evenness in their concentrations. In addition to this maximum at the surface, the vertical structure of time-average local phenotypic richness (i.e. α diversity) shows an intermediate diversity level of ~ 42 phenotypes in the DCM (fig. 5.7, C) and at the Ushant Front slightly eastside of the surface maximum and extending over the whole water column. The tidally well-mixed region near the coast and offshore surface oligotrophic waters host lower richness with ~ 40 phenotypes exceeding 1% total biomass. The Shannon Index reveals a quite similar vertical distribution (fig. 5. 7, D) when compared to the α diversity despite values in the stratified side approximating those of the surface diversity maximum (fig. 5. 7, C).

Furthermore, the contributions of the four functional groups to the total diversity (fig. 5. 8) display very different patterns. Diatoms diversity presents lower spatial variability than other groups and is maximal in the tidally mixed region of our modeled domain. Conversely, the diversity of LND and SNP groups exhibit highest values coinciding with the larger total diversity, west of the Ushant Front. *Prochlorococcus sp.* is represented by a significantly smaller number of phenotypes mostly simulated in the surface oligotrophic warm waters of the stratified region.

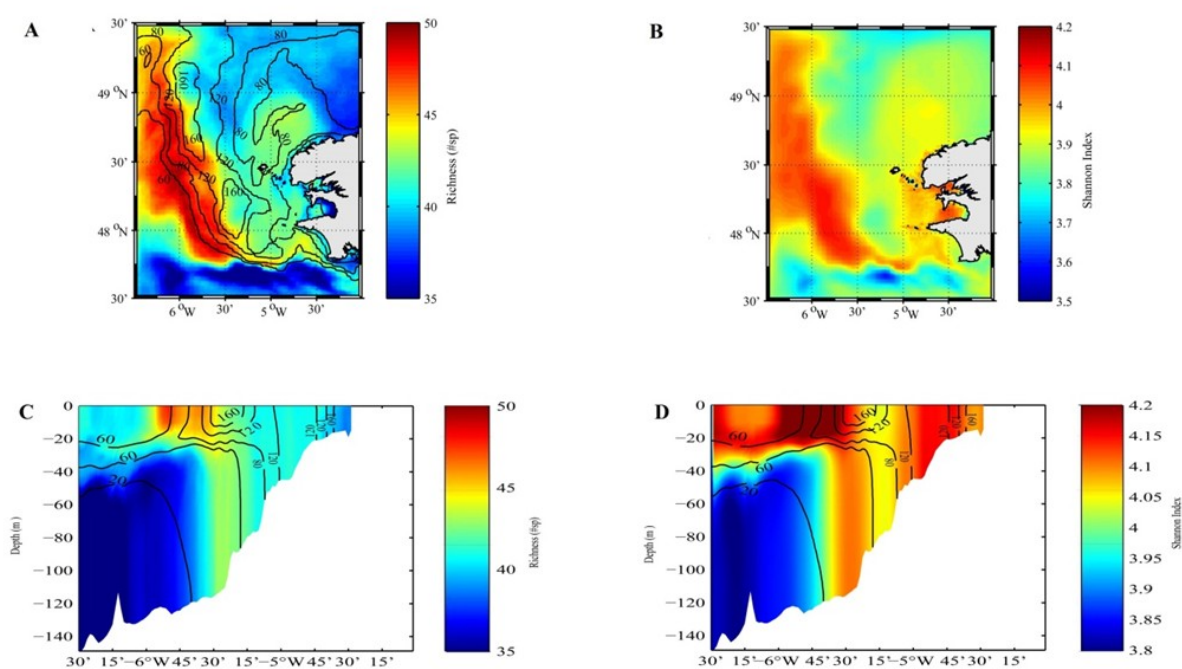


Figure 5.7 : Monthly september average of (A, C) phenotypic diversity (α richness) and (B, D) Shannon – Weaver Index (H) over the surface mixed layer (A, B) and along the 48°N transect (C, D). Black contour lines on (A), (C) and (D) indicate phytoplankton biomass (mgC.m^{-3})

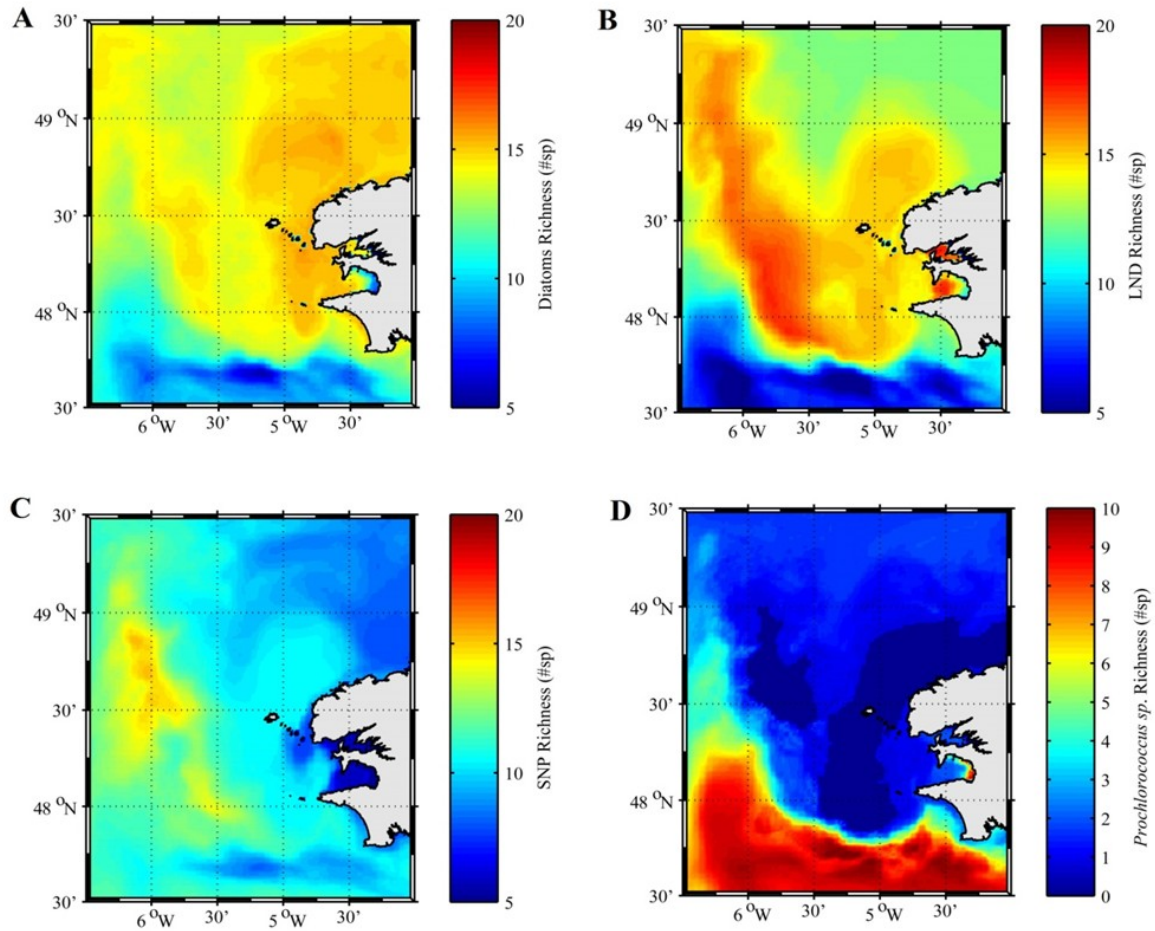


Figure 5.8 : September monthly average phenotypic richness (α) belonging to (A) diatoms, (B) LND, (C) SNP and (D) *Prochlorococcus sp.* analogs groups over the surface mixed layer. Richness is expressed as the number of phenotypes contributing > 1% to total biomass in each functional group. Note that different scale is used in (D)

5.2.3.3 Community composition of the diversity maximum

In this section, we seek to describe and understand the composition of the high local diversity simulated in the surface mixed layer, slightly west of the front compared to nearby regions: is there a mix of phenotypes from surrounding populations or local growth of very specific phenotypes?

To tackle this issue, the study area was separated into four time-varying sub-regions in order to capture differences or similarities between diversity maximum and adjacent hydrographic

regimes (fig. 5. 9, A). The grid points in which computed diversity in the surface mixed layer is between 80% and 100% of the simulated spatial maximum of local α diversity defined the (i) diversity maximum cluster (hereafter denoted as DM). Among remaining grid points, a stratified sub-region is defined by the presence of a subsurface chlorophyll maximum. This latter is then vertically separated into distinct (ii) surface oligotrophic layer (called SSW for Surface Stratified Waters) and (iii) DCM depth at which phytoplankton biomass is maximal. Finally, the (iv) eastside well-mixed sub-region comprises vertically homogeneous locations in which vertical density gradient ($\Delta\rho/\Delta z = (\rho_{\text{bottom}} - \rho_{\text{surf}})/h$ where ρ is the density and h the depth of the water column) does not exceed a threshold value of 0.008 kg.m^{-4} . This last sub-region is called MW for Mixed Waters.

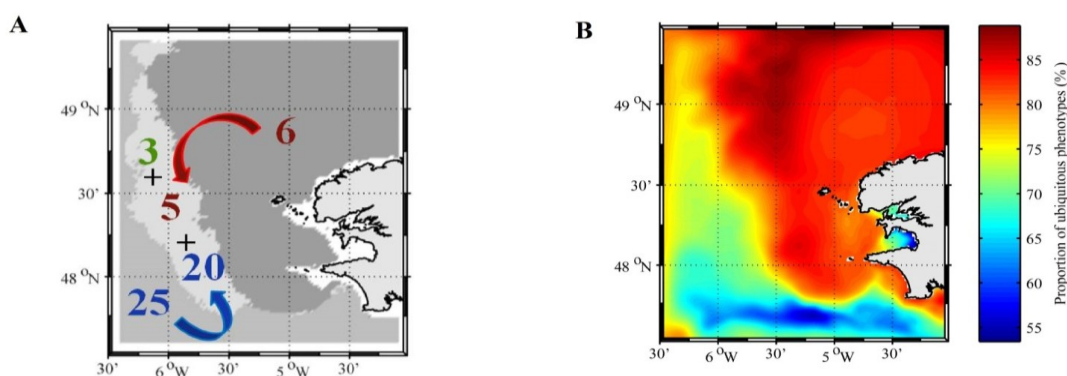


Figure 5.9 : (A) Number of non ubiquitous phenotypes in coastal well-mixed waters (red) and in stratified offshore waters (blue) and number of non-ubiquitous phenotypes in diversity maximum shared with coastal mixed waters (red), shared with stratified offshore waters (blue) and specific to diversity maximum (green). (B) Time averaged percentage of total phytoplankton biomass (mgC.m^{-3}) represented by ubiquitous phenotypes in the surface mixed layer

Differences between sub-regions, based on relative phenotype concentration and distribution have been tested by the nonparametric Wilcoxon ranksum test (Gibbons *et al.*, 2011) on pairs of samples originating from (i) diversity maximum and, alternately (ii) each of the three others sub-regions (table 1). The number of common species between (i) and (ii) is also listed in table 1. We refer to phenotypes as present within a location (and thus in a particular hydrographic regime) if their concentration contributes to more than 1% total phytoplankton biomass (i.e. contributing to our local diversity calculation).

	DM	MW	SSW	DCM
Total	71	53	63	60
DIA	18	17	17	17
LND	21	18	18	17
SNP	22	16	18	18
PRO	10	2	10	8
<i>p-value</i>		0.56*	2e-5	0.93*

Table 5. 1 : Total number of phenotypes in the diversity maximum, number of shared phenotypes between diversity maximum and each of the three areas between diversity maximum and each of the three sub-regions of (i) well mixed coastal waters, (ii) stratified surface waters and (iii) DCM waters for the total phytoplankton, diatoms only, LND only, SNP only and *Prochlorococcus sp.* analogs only. and p-value of the sum-rank Wilcoxon test of the phenotypic community composition between diversity maximum and each of the three sub-regions. Asterisk indicates not statistically significant at the 5% level

The test reveals no significant difference in the community composition between DM, the diversity maximum and MW (table 1, *p-value*=0.56) and between DM and DCM on the stratified west side (*p-value*=0.93). The phytoplankton community simulated at the diversity maximum is thus close to that of the coastal well-mixed waters and DCM in terms of relative proportions of the different phenotypes. On the contrary, SSW exhibit significant differences in their phenotypes' relative distribution (*p-value*=2e-5); this result suggests that different environmental pressures and traits influence selection.

However, the community simulated in the SSW shares the highest proportion of 63 phenotypes with those in the diversity maximum (including 20 non ubiquitous; fig. 5. 9, A) (table 1), indicating that the same phenotypes are present but their relative distribution varies significantly, which should be related to differences in local environmental conditions and phenotype fitness.

The regional diversity (γ diversity) is defined as the total number of phenotypes accounting in the local diversity α at least once at any location of our four sub-regions and at any time of the considered period. Thus, in September, simulated γ diversity is 77 phenotypes. Among them, 48 are ubiquitous (i.e. counted in diversity of all sub-regions). Excepting six phenotypes (fig. 5. 9, A), the MW sub-region contains mostly ubiquitous phenotypes that accounted for ~80% of the total biomass (fig. 5. 9 B and 10). MW and DM have 53 phenotypes in common (table. 1) including only 5 non-ubiquitous (fig. 5. 9 A and 10). Almost every phenotype within MW (all except one) is present in similar relative proportion within the diversity maximum (Table 1, Wilcoxon test). In addition to those 53 phenotypes shared with the MW, DM contains specific phenotypes from the South-Western stratified waters from both SSW (15 phenotypes) and DCM (12 phenotypes) (table 1 and fig. 5. 10, A, C and D). These extra phenotypes, that are not represented in MW, are almost all characterized as picophytoplankton (i.e. SNP or PRO) (table 1; fig. 5. 10). Indeed, microphytoplankton (i.e. DIA and LND) is much more ubiquitous (fig. 5. 11) with the same number of phenotypes shared between DM and each of the three other regions (fig. 5. 8; table 1) compared to picoplankton that shows higher diversity in SSW (PRO) and MD (SNP) (fig. 5. 8, C and D) than in MW.

The stratified region contains more specific non-ubiquitous phenotypes (25) compared to well-mixed coastal waters (5). Those specific phenotypes account for ~50% of the total carbon biomass (fig. 5. 9).

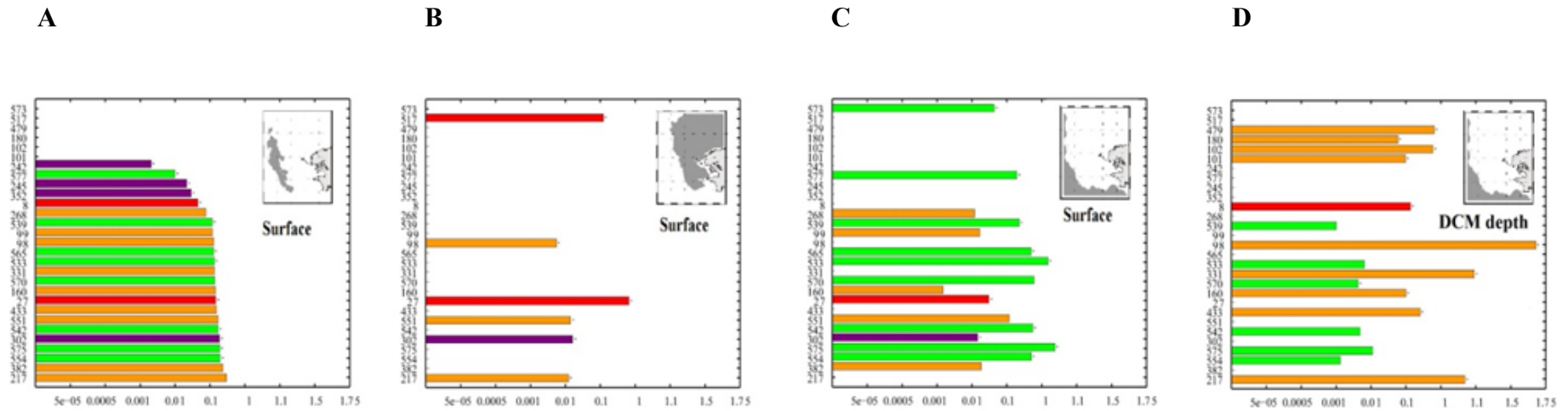


Figure 5.10 : Compared biomass of non ubiquitous phenotypes for (A) diversity maximum, (B) coastal well-mixed waters,(C) surface stratified offshore waters and (D) Deep Chlorophyll Maximum (DCM) of the stratified side in September. Diatoms: red; LND: purple; SNP: orange and *Prochlorococcus sp.*: green

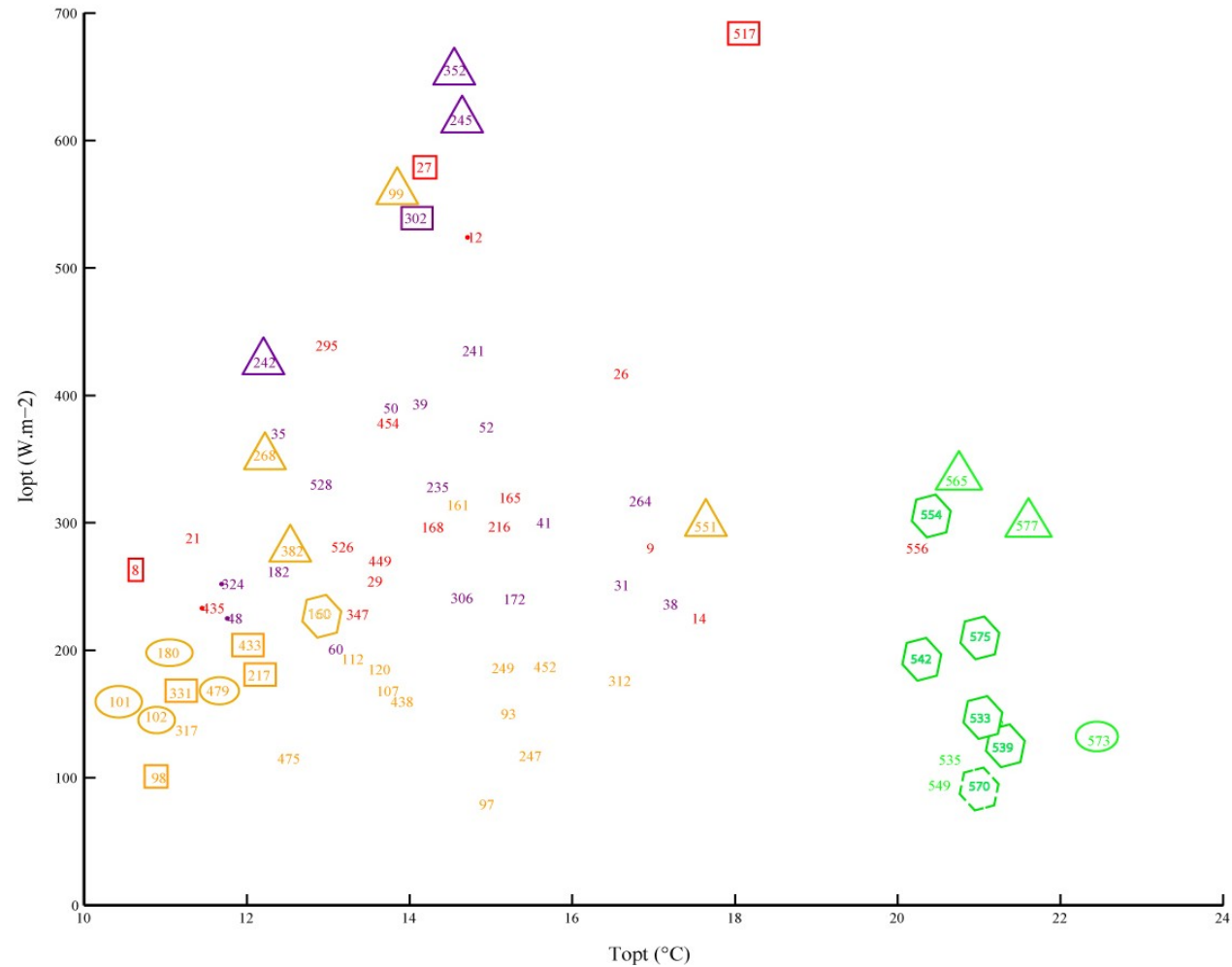


Figure 5.11 : Trait space of light and temperature optima for regional phenotype pool of (i) diversity maximum, (ii) coastal well-mixed waters ,(iii) surface stratified offshore waters and (iv) Deep Chlorophyll Maximum (DCM) of the stratified side. Diatoms: red; LND: purple; SNP: orange and *Prochlorococcus sp.*: green. Non ubiquitous phenotypes (total of 29) are represented in boxes of different shape. For SNP and PRO : shared between DCM and Diversity Maximum; shared between surface stratified waters and Diversity Maximum; found only at on stratified side (DCM : orange; surface : green) and shared between diversity maximum, DCM depth and surface of stratified waters (full line : growing only at surface; dotted line : growing only at DCM depth) .For LND : : only found in Diversity Maximum and : shared between Diversity Maximum, coastal well-mixed waters and DCM

Specific picoplanktonic phenotypes from the stratified region and present in the DM grow either in SSW and/or DCM depth. Thus, all PRO phenotypes counted in diversity of the DM grow in the SSW and DM. Some of these phenotypes are also present within DCM, but they generally do not show a positive local net growth as they do in the surface (fig. 5.10, C). The only exception that grows within DCM is PRO570. It has the lowest light optimum among *Prochlorococcus sp.* group and is thus more optimized for deeper waters. PRO phenotypes that are present within DCM are overall those with low light optima and low temperature optima compared to other non ubiquitous PRO (fig. 5.11).

Unlike *Prochlorococcus sp.*, SNP that participate to the DM phytoplankton pool come from either DCM or SSW and are vertically segregated. Half of these SNP phenotypes experienced positive net growth within the DCM (fig. 5. 10, D) whereas others have significantly higher light and temperature optima (above 200 W.m⁻² and 12.5 °C) and are present only in SSW on the stratified side (although they do not exhibit positive net growth) (fig. 5.10, C and 11). Interestingly, some SNP phenotypes growing in DCM are absent from DM (fig. 5. 10, D) because of their low temperature optima (below 12°C; fig. 5.11).

Nonetheless, all SNP phenotypes shared between stratified waters to south and west of the domain and diversity maximum just west of the front (including those growing within the west DCM) do not exhibit local growth in the diversity maximum. These result suggest physical transport between these two locations (fig. 5. 10, A and D).

The diversity maximum is thus a mix between ubiquitous phenotypes and specific phenotypes from both MW and in a larger extent the stratified waters. Besides, among non ubiquitous phenotypes, only six are present at regional scale, in either SSW (1), DCM (4) and/or MW (1) while being absent in DM and three phenotypes are exclusively present in DM (fig. 5. 9, A). Those specific phenotypes are from LND functional group and have positive net growth within the diversity maximum (fig. 5. 10). Their presence, probably enabled by the high light optima (fig. 5. 11) could explain the higher LND proportion in total diversity in DM (fig. 5. 8).

5.2.3.4 Distribution of locally adapted vs. exported phenotypes

To quantify the relative role of biological growth and physical transport in the simulated phytoplankton diversity patterns, we estimate local net growth for each phenotype j . This term μ^{net}_j represents the net balance between a phenotype growth due to primary production as a function of local conditions of temperature, nutrients and light and loss terms representing linear mortality (cell lysis and pathogens) and predation by grazers. A positive μ^{net}_j indicates that phenotype j is well adapted to local environmental conditions and is able to increase its concentration and contribute to local diversity. Conversely, a phenotype that contributes to local diversity but does not show a positive net growth is either maintained by a source due to physical transport (i.e. neutral theory) or in decline.

Both, biological rates (net growth without taking into consideration physical movement, fig. 5. 12, A and C) and physical transport (fig. 5. 12, B and D), including horizontal and vertical advection by currents, vertical mixing and diffusion, can be either positive or negative. To compute the contribution signs of those biological and physical transport terms, we compare, for each phenotype j , the effective temporal change in the phytoplankton concentration to its change expected in the absence of any motion. The resulting difference is either positive, indicating a biomass input from elsewhere through dynamical transport or negative, corresponding to net export of biological material.

The well-mixed region North East of the front is shown to be a local source of phytoplankton diversity where all phenotypes forming the total local α diversity (~43 phenotypes) have positive local net growth over the whole water column (fig. 5. 12, A and C). Moreover, effective rates of change in phytoplankton biomass, that are lower than those expected without any physical transport (fig. 5. 12, B and C), show that those phenotypes are exported from the North East part of the modeled domain.

In the stratified South West part of the Iroise Sea, positive local growth and physically-driven export happen within the DCM (fig. 5. 12, C, D and fig. 5. 13). In contrast, in the oligotrophic surface waters, about half of the phenotypes accounted in diversity exhibit positive local net growth (fig. 5. 12, A and 13 A). In addition, this region receives imported phenotypes through physical transport (fig. 5. 12, B and 13, B).

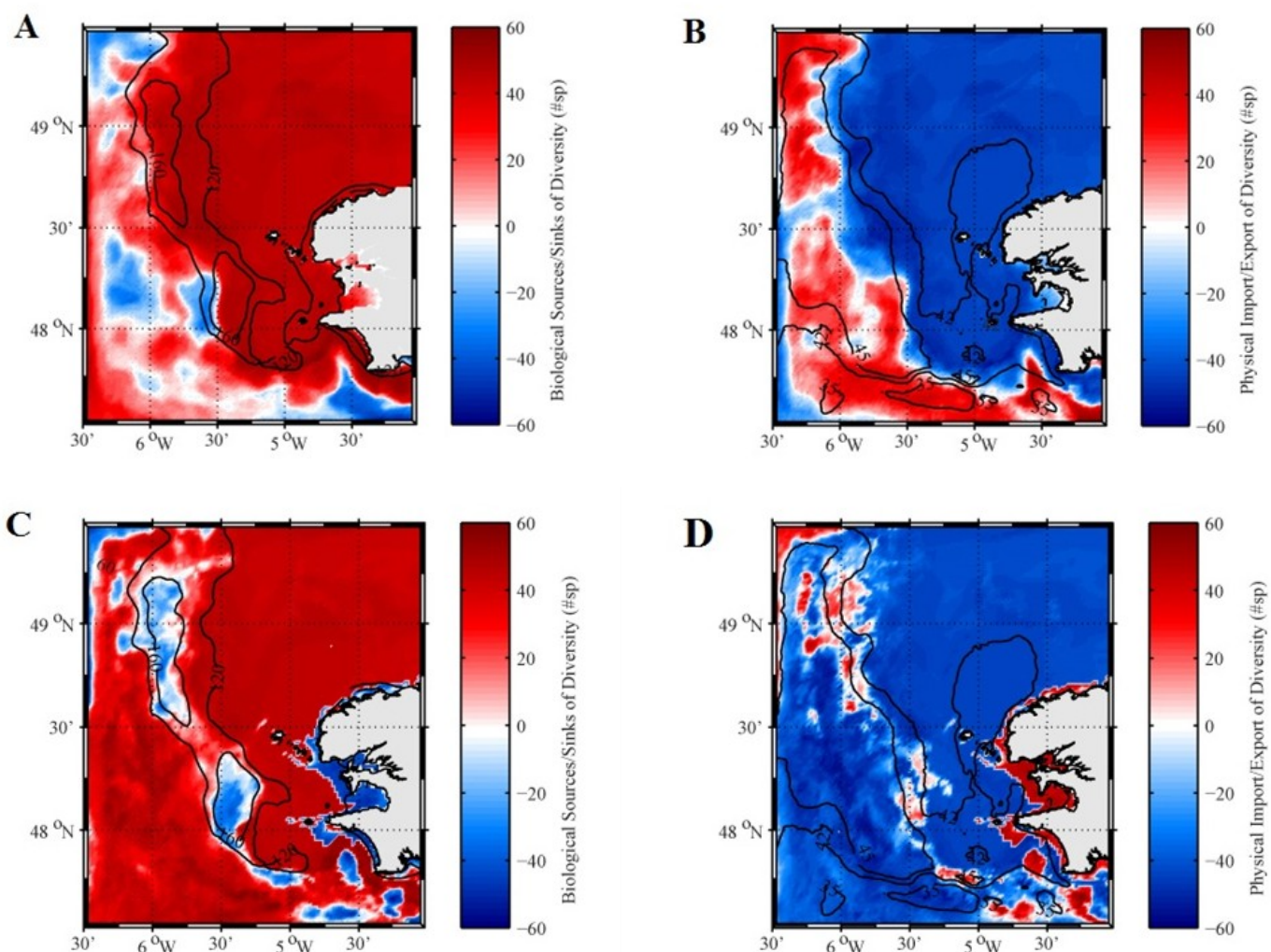


Figure 5.12 : (A-C) Spatial distribution of net difference between sources (+) and sinks (-) of phenotypic richness (expressed in number of phenotypes) due to biological processes (i.e. local net growth) for (A) the surface mixed layer and (C) the 30m isobath (which corresponds to the Deep chlorophyll Maximum Depth). (B-D) Spatial distribution of imported (+) / exported (-) phenotypic richness due to physical transport for (B) the surface mixed layer and (D) the 30m isobath. Represented value are computed as the difference between imported and exported phenotypes in each grid point. Black contour lines indicate phytoplankton biomass (mgC.m-3) (A-C) and diversity (phenotypic richness) (B -C)

The phytoplankton biomass maximum at the front produces local diversity at the surface that is then exported from the surface layer (white box on fig. 5. 13) (13, A). Conversely, below this biomass maximum (>20m depth), where light limitation due to self-shading occurs (fig. 5. 12, C and fig. 5.13, A), diversity is rather imported than locally produced (fig. 5. 12, D and fig. 5. 13, B).

In contrast, slightly westward of this front, the diversity maximum (green box on fig. 5. 13) is characterized by local growth at depth of the DCM whereas the surface, where diversity is maximal, is filled with a majority of non autochthonous imported phenotypes (fig. 5. 12 and 13).

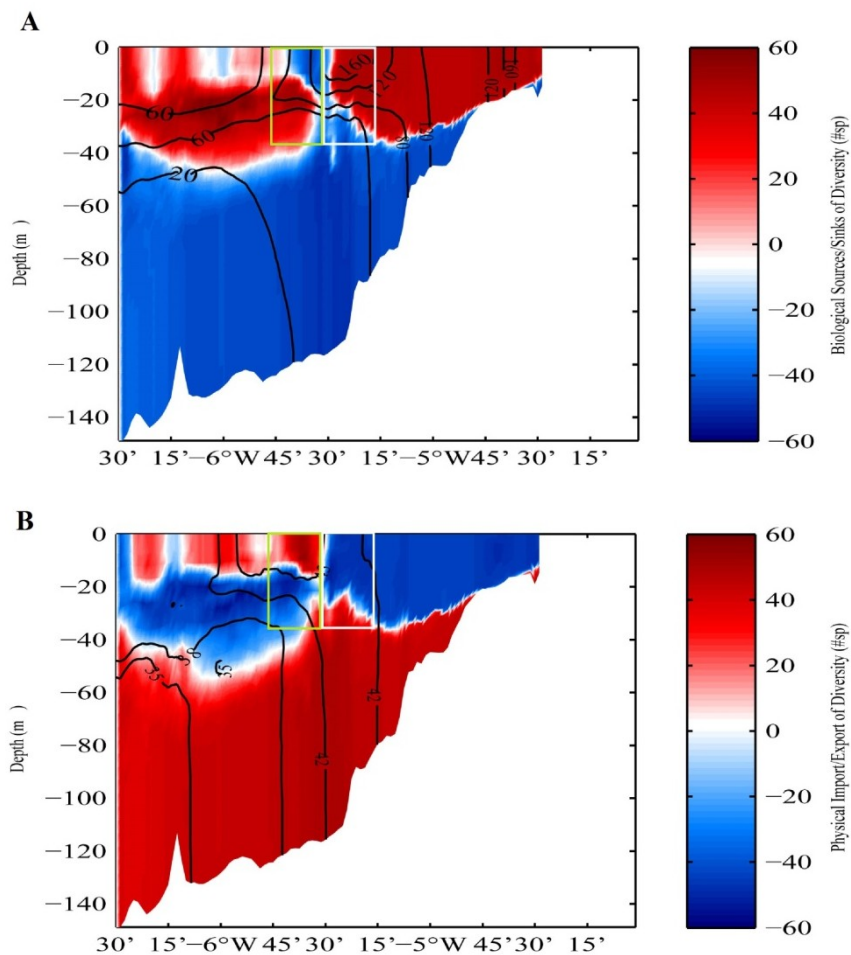


Figure 5.13 : Same as Figure 12 but for the 48° N vertical section. (A) biological sources (+) / sinks (-) of phenotypic richness and (B) imported (+) / exported (-) phenotypic richness due to physical transport. Black line contours are (A) phytoplankton biomass (mgC.m⁻³) and (B) phenotypic richness. White box encloses surface biomass maximum and green box encloses surface diversity maximum

5.2.4 Discussion

Coastal regions are very heterogeneous environments in which physical and chemical properties display strong gradients and variability in the distribution of phytoplankton functional properties. In our simulations, the complex bathymetry and shallow continental shelf associated with strong tidal currents in the Iroise Sea facilitate the formation of a seasonal tidal front at the end of the summer, separating tidally mixed high nutrient waters from seasonally stratified, nutrient-depleted waters offshore. This frontal structure is not present, in our simulation or data, during winter when the water column is well mixed in our whole domain. As a result, we have focused our study on September (the time-period corresponding to the most marked dynamical frontal structure in both data and our simulations) when bio-regionalization should be the most pronounced.

As expected from the dynamical characteristics, our model successfully reproduces observed spatial structure in phytoplankton biomass (fig. 5. 1) with higher biomass in the nutrient replete well-mixed region than in stratified, nutrient depleted waters (fig. 5. 4, D). However, the most prominent feature of the simulated phytoplankton biomass is an observed (fig. 5.1) and well documented (e.g. Pingree *et al.*, 1979; Holligan, 1981 ; Le Boyer *et al.*, 2009; Sun and Cho, 2010) maximum found within the Ushant front (Fig 4D & 6A). Explanation for this maximum involve a nutrient supply from below the pycnocline to a relatively shallow (i.e. shallower than in the tidally mixed area), and therefore well lit, mixed layer (Franks, 1992).

5.2.4.1 Global level phytoplankton diversity

We note that simulated diversity in the Iroise Sea shows a relative homogeneity with relatively low spatial variability. Indeed, the role of zooplankton, that grazes preferentially on most abundant phenotypes using an 'active-switching' formulation described in Vallina *et al.*, 2014b reduces the contrast between different phytoplankton phenotypes distributions (Prowse *et al.*, 2012a; Vallina *et al.*, 2014b). Following Chesson (2000), it tends to stabilize the community composition and increase simulated local diversity by decreasing the dominance of the most abundant phenotype. Hence, it minimizes the disparity between the phenotypes concentrations. Nonetheless, global scale diversity gradients (Vallina *et al.*, 2014a) are still

higher than those simulated in our regional study, even if the same zooplankton parameterization is used. Regional gradient simulated in the Iroise Sea reaches only about ten phytoplankton phenotypes while at global scale it is of the order of 50 phenotypes (when considering annual average of diversity;

A first obvious explanation comes from the geographical extent: although our domain is clearly contrasted between two different regimes (nutrient rich productive regime and oligotrophic stratified regime), the range of variation of the parameters, mostly for light and temperature, is much smaller than the ranges associated with global scale. Moreover at global scales, the gradient of diversity between very contrasted and remote regions can not be overcome by physical transport of phenotypes which can happen in smaller and contiguous regions as it occurs in the Iroise Sea.

A second explanation is the substitution of non surviving (i.e. non optimal) phenotypes during the simulation with new randomly assigned phenotypes. This method forces the total number of phenotypes to remain stable (120 or 30 for each group) and to promote phenotypes with optimal fitness, which, with different combination of traits, decrease R^* differences between phenotypes compared to sub-optimal communities. Nevertheless, although the diversity variability amounts to 10% of the total potential diversity, the five simulations undertaken with different initial random choices of traits show the same behavior of the phytoplankton community structure, which gives us confidence in the robustness of our results.

5.2.4.2 Environmental selection of phytoplankton traits

On the two opposite sides of the frontal interface (i.e., in stratified and well-mixed regions), the distribution of simulated phytoplankton functional traits is shown to be primarily driven by local nutrient concentrations that define the phytoplankton community regionalization.

Microphytoplankton (consisting of DIA and LND) dominates in well-mixed nutrient-rich waters (where biomass is almost entirely constituted by ubiquitous phenotypes; fig. 5. 9, B). As nutrient concentrations are sufficiently high (i.e. non limited environment) to overcome the constrain of nutrients-affinity, large cells, associated with high growth rates, become predominant in this turbulent environment.

In contrast, in the surface oligotrophic waters of the stratified region, picophytoplankton (consisting of PRO and SNP) is more abundant (fig. 5. 4, E). Indeed, phytoplankton experienced growth limitation (by nutrients at the surface and light at depth; see fig. 5. 4, A and 5). Phenotypes success and simulated distributions of traits are thus driven by environmental selection pressure with specific phenotypes having the highest fitness and being locally advantaged in characteristic environmental conditions. Indeed, in the stratified waters, almost half the total phytoplankton biomass is explained by a specific community (fig. 5. 9, B). Those phenotypes, mostly picoplanktonic cells (SNP and PRO), take advantage of growth limitation experienced by microphytoplankton (DIA and LND) to grow in stressed environments. Therefore, competitive exclusion in favor of large cells, which prevents the efficient growth of picoplankton in well-mixed coastal waters, does not happen in this stratified region.

As a matter of fact, there is no overlap between nutrient-affinity ranges (i.e. traits) of micro- and picophytoplankton (fig. 5. 3, B). It leads to discrimination between the two groups following nutrient gradients. The same holds for temperature : PRO can growth and survive mostly in the warmer oligotrophic surface waters. Conversely, the range of light optima overlaps between functional groups. Thus, light is not a discriminating factor between groups in our model results. This is clearly visible in figure 5.6. In the stratified region, discriminating factors are either temperature or nutrients affinity while light sensitivity traits are not vertically structured. Our model does not impose differences between the two groups of picophytoplankton (SNP and PRO) in term of light utilization through differential pigments composition. Thus, only the high temperature affinity of the PRO group (i.e. PRO group is the fittest group in the warm surface layer) and the higher nutrients requirements of SNP (i.e. SNP are the fittest at the DCM depth) drive the vertical distribution of these two groups (Cadier *et al.*, *subm.*).

Contrasting with the selection process for functional groups (mainly driven by nutrients and temperature for PRO), the selection of phenotypes within the functional groups (i.e. at the intra-group level) is mainly driven by light (fig. 5. 3, A); applied ranges for nutrient half saturation constants make all nutrient-affinity strategies viable within each functional group. For instance, SNP phenotype growth (i.e. intra-group level) is vertically distributed according to differential phenotypes' light simulated optima (fig. 5. 11) in the two-layered stratified region.

Figure 11 shows that the physiological characteristics of the ubiquitous phenotypes do not exhibit specific patterns, besides lying in the middle of the trait space : their fitness is not associated with extreme values of environmental factors, as these ubiquitous phenotypes are widely distributed. On the contrary, (besides PRO, mostly constrained by temperature) non ubiquitous phenotypes show trait values which tend to be at the rim of the domain: they are associated with more extreme environmental parameters than ubiquitous phenotypes, e.g. local niches favor few phenotypes with high adapted fitness. Moreover, it seems that the traits of these non ubiquitous phenotypes are globally correlated, with a tendency towards a parallel increase of T_{opt} and I_{opt} . (not taking into account SNP551). This is obviously linked to a correlation between the environmental parameters, e.g. temperature and PAR, but also to the lack of explicit physiological trade off in the choice of intra specific traits : this trait correlation or apparent “trade off” mirrors in fact the correlation between the physical parameters over the vertical dimension on the stratified side of the front (i.e. warmer and more lit surface layer). Without trade off, the maximum fitness is obtained by optimizing independently each parameter (which tends to favor locally a small number of species), whereas physiological trade offs prevent from optimizing fitness for each environmental parameter. This discussion shows a fundamental limitation of the model: the absence of intra group trade offs. Nevertheless, more knowledge on the physio-ecology of resource utilization by phytoplankton is needed in order to be able to consider realistically these trade offs. Keeping this drawback in mind, several important conclusions can nevertheless be drawn in terms of diversity (as done in all studies using DARWIN) and the coupling between frontal dynamics and phytoplankton diversity.

5.2.4.3 Relative roles of physical transport and biological growth

In nature, plankton distribution and patchiness are regulated by both biological and physical processes that govern plankton total biomass and species composition patterns (Legendre and Demers, 1984; Mackas *et al.*, 1985). The major role of ocean dynamics (through both mixing and lateral stirring) in generating phytoplankton patchiness at fronts has been mentioned and investigated by countless field and theoretical studies (e.g. see the review from Martin, 2003). If evolutionary processes are neglected because they are only meaningful on timescales longer than those addressed in this study, the responses of plankton assemblages have been shown to depend on the relative timescales of the biological and physical forcing (Abraham, 1998).

Counteracting processes therefore affect both functional traits diversity and phenotypic richness. Competitive exclusion in a steady environment results in niche segregation and tends to decrease the diversity. In contrast, variability in physical and geochemical properties (temperature, irradiance and nutrient concentration) and passive transport by oceanic currents of allochthonous species will increase diversity.

In our study, we use a circulation/biogeochemical model to simulate those processes through a realistic representation of the main hydrodynamical structure and variability in our region of interest and the competition between the 120 phytoplankton phenotypes present in our biogeochemical model. Based on the net growth terms (i.e. the difference between biological gains and losses) and the sign of the physical flux, several distinct sub-regions have been identified in which either local competition (e.g. in well-mixed waters and the DCM) or « migratory » (i.e. dynamical transport of phenotypes as occurs in the diversity maximum and surface waters of the stratified region) processes are dominant (fig. 5. 12 and 13).

Our study is focused on the summer period, characterized by quasi steady-state conditions with a well-established tidal front. We analyze the impact of frontal dynamics on phytoplankton diversity simulated in contrasted regimes without considering the seasonal variability of the mixed layer depth. However, phenotype diversity in our region does indirectly take into account the seasonal cycle. Indeed, existing phenotypes have been available for selection during the full year. Therefore, the ecosystem can be considered as optimal for year-round conditions but sub-optimal for summer conditions. Nonetheless, the timescale of the front-induced circulation is sufficiently long to allow interactions with phytoplankton lifespan and competitive exclusion process to take place. Therefore, the latter process can play a major role in simulated distribution of phenotypes.

Frontal dynamics that come from sharp density gradients at the front lead to large vertical motion in this region. The variance of the vertical velocity in September shows a maximum at the Ushant Front (fig. 5. 14, A). Upwelling vertical advection occurs to the west of the front where isotherms shallow to the surface and downwelling is found on the mixed side of the front (fig. 5. 14, B). Along with vertical mixing, this characteristic structure for oceanographic fronts (Yanagi *et al.*, 1995) allows passive upward transport of phytoplankton growing within the DCM toward the surface, explaining the shift between the diversity maximum and the biomass maximum.

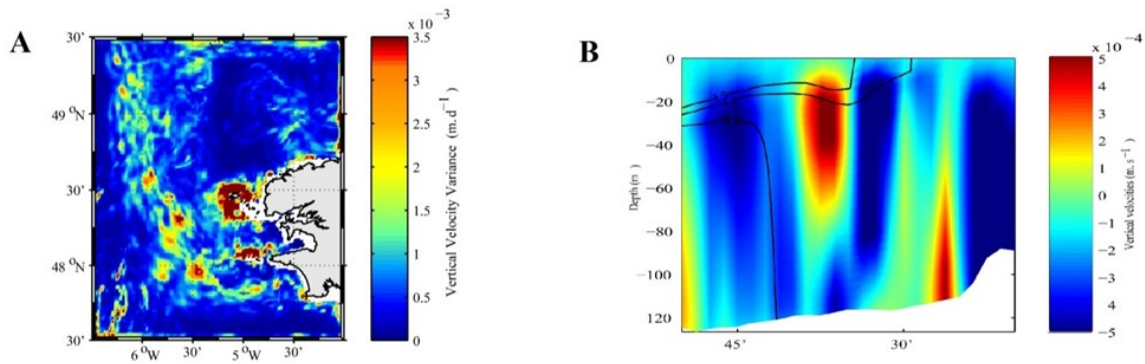


Figure 5.14 : (A) Time variance of simulated vertical currents (m.d-1) at 10m during September and (B) Snapshot of vertical currents (m.s-1) on September 1st 2007 along the 48°N transect (fig. 5. 4, B) with contours of simulated temperature (°C) (black lines)

Figure 5.13 shows that the average surface diversity maximum is rather located in the oligotrophic region, west of the biomass maximum. The community associated with this maximum consists of a mix between the different communities from the two sides of the front. More specifically, the phenotypic composition of the diversity maximum is closer to the DCM composition than that from other regions (table 1). Phenotypes (SNP) that come from the DCM and are carried toward the surface do not grow locally in oligotrophic conditions but are instead exclusively imported through physical vertical exchanges (upward transport). Their presence in the diversity maximum suggests that they achieve sufficiently low R^* (measured taking into account transport terms; see Levy *et al.*, 2014) to be maintained in significant proportions in the local phytoplankton community. Being located towards the surface oligotrophic side of the front, slow average phytoplankton growth and low primary production levels in the surface diversity maximum may induce longer competition timescales compared to those of the front where the biomass is the highest. It favors the coexistence of large number of phytoplankton strategies. Physical transport is thus shown to act as an "equalizing" effect (Chesson, 2000) by minimizing fitness differences between phenotypes that coexist with a large degree of evenness (fig. 5. 7) immediately west of the averaged Ushant Front position. The constant flux toward the surface maintains phenotypes that would have unequal fitness in the absence of any transport, and therefore be out of equilibrium; thus increasing local species richness and coexistence occurs, as suggested by the framework of the "contemporaneous disequilibrium" theory (Richerson *et al.*, 1970).

5.2.4.4 Mechanisms behind enhanced diversity at fronts

The two main explanations proposed in the literature for the maximal diversity at fronts are (i) the physical mixing of different phytoplankton phenotypes adapted to different surrounding environments and (ii) local biological growth. In our case, a mix of species from the eastern, tidally-mixed part of our domain and picoplanktonic phenotypes from the westside stratified waters occurs. The co-localization of different communities is thus mostly explained by hydrodynamics through front-induced upward advection of phytoplankton in the warm side of the front. The survival of these phenotypes is then conditioned by local competition timescales leading to the diversity maximum shifted from biomass maximum and located on the stratified side of the front at the surface.

The second explanation of high diversity within fronts concerns the local growth enabled by nutrient supply (Legendre *et al.*, 1986) and is also verified in the Ushant Front case. Indeed, although our model results do not show the emergence of characteristic species at the location of the time-averaged maximal biomass, the diversity maximum located slightly westward, in a more oligotrophic environment, still shows positive local growth for some phenotypes, including three from the LND functional group. Those three phenotypes present high light optima and are not accounted in local diversity elsewhere in our domain (fig. 5. 10, A). However, following the 'Everything is Everywhere' approach used in our simulations, the presence of those LND phenotypes in significant proportions exclusively within the diversity maximum does not exclude that either the DCM and/or the well-mixed regions could be a seed for those populations through physical transport although very low concentrations. Their growth is most certainly hindered by more competitive ubiquitous diatoms in the nutrient replete waters to the east.

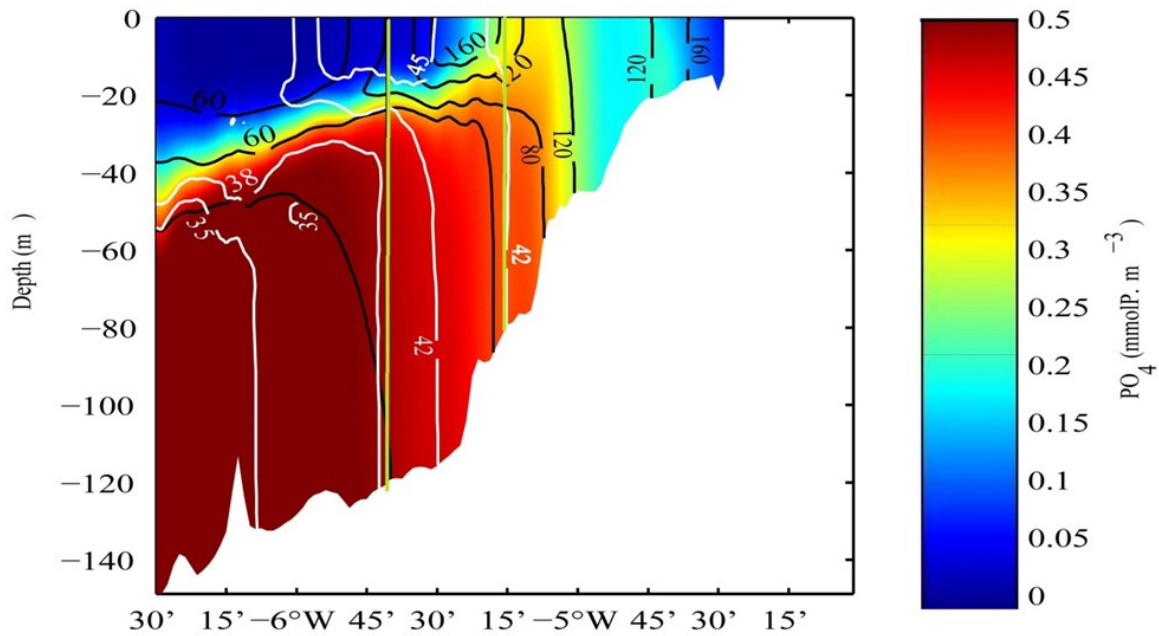


Figure 5.15 : Monthly (September) averaged vertical structure of phosphate (mmolP.m-3) distribution along the 48°N transect (fig. 5. 4, B) with contours of averaged phytoplankton biomass (mgC.m-3) in black and local richness (α diversity) in white. Vertical green contour lines show zonal range of variability of the frontal position (defined by the 15°C isotherm reaching the surface) following spring/neap tide cycle

Beside those three phenotypes, half of the total diversity (i.e. approximately 35 phenotypes during September) has, surprisingly, positive local net growth in the diversity maximum, although very low monthly mean nutrients levels (fig. 5. 15). We hypothesize that short nutrient inputs induced by zonal displacements of maximal gradients at the front with tidal cycle are sufficient to sustain phytoplanktonic growth, and to allow the development of a few locally adapted species.

5.2.4.5 Tidal fronts vs. Open Ocean fronts

The structure of diversity in frontal areas of the North Atlantic has been the subject of a recent published study (Levy *et al.*, 2015). In this study, that involves larger scale, open ocean fronts are identified (related to baroclinic instabilities with a lifetime of ~15 days) and associated with an increase in phytoplankton diversity. This result is overall consistent with our findings in the coastal Ushant tidal front region. However, in our region, the simulated phytoplankton abundance and species richness maxima are not exactly co-localized as in the case of the open

ocean front (Levy *et al.*, 2015). Our simulated diversity maximum is slightly shifted westward compared to the maximum of phytoplankton biomass and the physical front.

Another major difference between the Ushant tidal front and larger scale fronts is the temporal and spatial scales variability of the frontal structure. Indeed, while frontal structures in the open ocean are generally conserved over a few days, the Ushant tidal front moves zonally with characteristic periods of a few hours. The temporal scale of dynamical variability at the Ushant front is much shorter than a day (Pingree, 1978). Therefore, the intensity and location of the maximal horizontal density gradient and phytoplankton biomass at the front exhibit some zonal oscillations that are driven by the M2 tide superimposed by fortnightly spring-neap tide cycle (Simpson and Bowers, 1979 and 1981; Loder and Greenberg, 1986).

What is the role of tidally-forced variability of a tidal front in establishing or strengthening simulated diversity patterns in the vicinity of the front? Is the shift between the biomass maximum and diversity maximum a specific features of tidal fronts or is it a feature shared with larger scale geostrophic fronts as well ?

The magnitude of tidal oscillations (both low/high tide and spring-neap tide cycle) drives the position of the Ushant front (shown in green in fig. 5. 15), but the time-averaged biomass maximum (i.e. from an Eulerian point of view) is always characterized by sufficient nutrients levels: it is located either east of the front within well-mixed waters (offshore position of the front) or within the maximal horizontal gradient with nutrient input (eastside position of the front, see fig. 5. 15: black isolines vs. green lines). In the absence of nutrient limitation, microphytoplankton that are opportunist phenotypes (DIA and LND) quickly outcompete picophytoplankton that has lower growth rates in nutrient-rich waters (Cadier *et al.*, *subm.*). Imported phenotypes from the DCM through vertical mixing at the front would therefore be less competitive than fast-growing, locally adapted phenotypes and they are rapidly excluded from diversity calculations in this high biomass region.

Conversely, the westward time-averaged diversity maximum is alternately within the maximal horizontal gradient with nutrient input (as isopycnals intersect the surface when the front reaches its offshore position) or within the nutrient-depleted region when the front moves eastward (fig. 5. 15). Therefore, the environmental conditions in the diversity maximum are much more variable than in the biomass maximum, which should increase biodiversity.

Within the maximal nutrient gradient, the nutrient supply induces the growth of several local phenotypes (including, in our simulation, three LND phenotypes). Moreover, phenotypes are imported from the DCM by vertical advection and mixing (mostly SNP in our case). Finally, as competitive exclusion happens on longer time-scale in the nutrient-depleted side of the

front (Clayton *et al.*, 2013), biodiversity tends to be higher in the eastward limit of the oligotrophic region, west of the maximum biomass. Then, the time-averaged diversity maximum is the result of locally averaging a moving front with two contrasted and complementary processes that happen on each of its sides.

To sum up, regardless of the model structure (i.e. lack of trade-offs consideration), a frontal interface between a well-mixed regime and an oligotrophic stratified regime is sufficient to drive the shift between the biomass maximum and diversity maximum by (i) merging (through transport) phenotypes adapted to both the well-mixed and the DCM conditions and (ii) maintaining imported (through front's characteristic physical transport) phenotypes by longer time-scale exclusion in the warm, west side of the Ushant Front. Moreover, the tidal variability could enforced the simulated diversity pattern and increased the westward diversity by generating more unstable environmental conditions at the most westward position of the front, on its warm side.

Unfortunately, we do not have observations to determine whether the simulated shift exists in open ocean fronts and this feature has not been specifically investigated in the study of Levy *et al.*, 2015, although the resolution of $1/54^\circ$ would have been sufficient. Nonetheless, our results analyze the behavior of a front with specific characteristics: it separates an oligotrophic region, associated with a DCM, and a more productive well-mixed coastal region, which is not always the case in the open ocean. Further investigations are needed to address the role of these two different regimes on the diversity in frontal zones, as well as the potential impact of the spatio-temporal variability of a tidal front at semi diurnal and spring-neap cycle time scales.

5.2.5 Conclusion

In this study, we have investigated how environmental selection and physical processes could drive the spatial patterns of phytoplankton biomass and diversity in a regional, tidal front ecosystem. Our results suggest a zonal shift between biomass and richness maxima mainly driven by the role of physical transport between two contrasted regimes (oligotrophic stratified vs. productive well mixed). A diversity maximum is found in oligotrophic waters slightly west off the front and could be determined by three concurrent factors: (i) horizontal stirring due to zonal displacement of the Ushant Front by tidal amplitudes which homogenizes

communities (by carrying well-mixed waters species) at the frontal position; (ii) vertical movements in the warm side generating an upward transport by carrying DCM species toward the surface and (iii) alternately oligotrophic conditions leading to relatively long interspecific competitive exclusion timescales allowing persistence of non locally growing picoplanktonic species transported from the DCM.

Until now, many studies focused on the high productivity of fronts but underlying processes remain uncertain and, to the author knowledge, none have been focused on the shaping of the diversity by fronts with a spatial resolution sufficient to resolve mesoscale processes. Therefore, this study is the first to address the shaping of diversity by a tidal front and provides useful contributions to understand the link between a frontal circulation and the local diversity measures in the widespread features of a temperate ocean continental shelf.

Sampling mesoscale changes in diversity remains a challenge for marine biologists because of small-scale advection and mixing that occur at high temporal frequencies. A synoptic view of plankton diversity at a regional scale would require simultaneous observations in the study area, implying the deployment of adequate instrumentation to capture high-resolution diversity at high temporal frequencies. Moreover, our study suggests that, given the importance of physical movements compared to the smaller effect of local conditions in the diversity maximum and the relatively low simulated correlation between diversity and biomass, direct links between species richness and environmental factors (mainly light and nutrient distributions) are not straightforward. In this context, modeling tools turns out to be very useful and informative for capturing underlying processes behind simulated patterns. Some limitations of the model, associated with necessary simplifications, still exist and prevent the comprehensive investigations of all aspects contributing to the complex diversity landscape in ecosystem models.

Indeed, some parameterizations preclude the model phytoplankton ecosystem to be fully self-organizing, but they are needed to compensate the lack of trade-offs between phenotypic traits. To date, there are no sufficient data to include those trade-offs in the model. Another example is the interactions between species such as symbiosis, mutualism (Hay *et al.*, 2004) or allelopathic effects (Roy and Chattopadhyay, 2007) which are not taken into account and that are likely to affect diversity levels in natural aquatic plankton communities. Also, parasitism and pathogenic organisms are abundant and may constitute a significant source of plankton diversity (Lepère *et al.*, 2008; Skovgaard, 2014). Moreover, trophic interactions and in particular feeding mode (e.g. mixotrophy) and grazer responses to prey variability (i.e. top-down processes) might have a significant effect in shaping phytoplankton diversity. Predation

on multiple phytoplankton preys by zooplankton grazers in complex food chains, facilitate the maintenance of high diversity in phytoplankton assemblages (Paine, 1966; Menge and Sutherland, 1976). A better understanding of the consequences of the mesoscale physical environment on predator-prey interactions in plankton would require the use of a model involving further complexity in the zooplankton compartment, through the use of numerous size classes.

Finally, a major problem for modelers remains the evaluation of their results with observational data. Inventories and characterization of natural diversity are increasingly done through the use of genomics (De Vargas *et al.*, 2015; Guidi *et al.*, 2016). Modeling functional diversity as approached in our model is rather based on functional traits regardless of taxonomic considerations. There is therefore a need for a multidisciplinary consensus on integrated microbial/phytoplankton diversity definition if we aim to effectively compare model output with laboratory or field experiments.

ACKNOWLEDGMENTS

This work was supported by the "Laboratoire d'Excellence" LabexMER (ANR-10-LABX-19-01) and co-funded by a grant from the French government under the program "Investissements d'Avenir" and by a grant from the Regional Council of Brittany.

References

- Abraham, E.R., 1998. The generation of plankton patchiness by turbulent stirring. *Nature* 391, 577-580.
- Adjou, M., Bendtsen, J., Richardson, K., 2012. Modeling the influence from ocean transport, mixing and grazing on phytoplankton diversity. *Ecological Modelling* 225, 19-27.
- Barton, A.D., Dutkiewicz, S., Flierl, G., Bragg, J., Follows, M.J., 2010. Patterns of diversity in marine phytoplankton. *Science* 327, 1509-1511.
- Barton, A.D., Ward, B.A., Williams, R.G., Follows, M.J., 2014. The impact of fine-scale turbulence on phytoplankton community structure. *Limnology & Oceanography : Fluids and Environments* 4, 34-49.
- Bracco, A., Provenzale, A., Scheuring, I., 2000. Mesoscale vortices and the paradox of the plankton. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 267, 1795-1800.
- Chesson, P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 343-366.
- Chisholm, S.W., 1992. *Phytoplankton size*. Springer.
- Claustre, H., Kerhervé, P., Marty, J.C., Prieur, L., Videau, C., Hecq, J.-H., 1994. Phytoplankton dynamics associated with a geostrophic front: ecological and biogeochemical implications. *Journal of Marine Research* 52, 711-742.
- Clayton, S., Dutkiewicz, S., Jahn, O., Follows, M.J., 2013. Dispersal, eddies, and the diversity of marine phytoplankton. *Limnology & Oceanography: Fluids & Environments* 3, 182-197.
- d'Ovidio, F., De Monte, S., Alvain, S., Dandonneau, Y., Levy, M., 2010. Fluid dynamical niches of phytoplankton types. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 18366-18370.
- De Vargas, C., Audic, S., Henry, N., Decelle, J., Mahé, F., Logares, R., ... & Carmichael, M., 2015. Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean. *Science*, 348(6237), 1261605.
- Dutkiewicz, S., Follows, M.J., Bragg, J.G., 2009. Modeling the coupling of ocean ecology and biogeochemistry. *Global Biogeochemical Cycles* 23.
- Falkowski, P.G., Katz, M.E., Knoll, A.H., Quigg, A., Raven, J.A., Schofield, O., Taylor, F.J., 2004. The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. *Science* 305, 354-360.
- Follows, M.J., Dutkiewicz, S., Grant, S., Chisholm, S.W., 2007. Emergent biogeography of microbial communities in a model ocean. *Science* 315, 1843-1846.
- Franks, P.J.S., 1992. *Phytoplankton Blooms at Fronts : Patterns, Scales and Physical Forcings Mechanisms*. *Reviews in Aquatic Sciences* 6, 121-137.
- Fuhrman, J.A., Steele, J.A., Hewson, I., Schwalbach, M.S., Brown, M.V., Green, J.L., Brown, J.H., 2008. A latitudinal diversity gradient in planktonic marine bacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 7774-7778.

- Gibbons, J.D., Chakraborti, S., 2011. Nonparametric Statistical Inference. 5th Ed., Boca Raton, FL: Chapman & Hall/CRC Press, Taylor & Francis Group.
- Goebel, N. L., Edwards, C. A., Zehr, J. P., & Follows, M. J., 2010. An emergent community ecosystem model applied to the California Current System. *Journal of Marine Systems*, 83, 221-241.
- Guidi, L., Chaffron, S., Bittner, L., Eveillard, D., Larhlimi, A., Roux, S., ... & Coelho, L. P., 2016. Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean. *Nature*.
- Hay, M.E., Parker, J.D., Burkepile, D.E., Caudill, C.C., Wilson, A.E., Hallinan, Z.P., Chequer, A.D., 2004. Mutualisms and aquatic community structure: the enemy of my enemy is my friend. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 175-197.
- Hillebrand, H., 2004. Strength slope and variability of marine latitudinal gradients. *Marine Ecology Progress Series* 273, 251-267.
- Holligan, P.M., 1981. Biological implications of fronts on the northwest European continental shelf. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 302, 547-562.
- Hubbell, S. P., 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32) (Vol. 32). Princeton University Press.
- Huisman, J., Weissing, F.J., 2001. Fundamental unpredictability in multispecies competition. *The American naturalist* 157, 488-494.
- Huston, M., 1979. A General Hypothesis of Species Diversity. *The American naturalist* 113, 81-101.
- Hutchinson, G.E., 1961. The paradox of the plankton. *The American naturalist* 95, 137-145.
- Irigoin, X., Huisman, J., Harris, R.P., 2004. Global biodiversity patterns of marine phytoplankton and zooplankton. *Nature* 429, 863-867.
- Le Boyer, A., Cambon, G., Daniault, N., Herbette, S., Le Cann, B., Marié, L., Morin, P., 2009. Observations of the Ushant tidal front in September 2007. *Continental Shelf Research* 29, 1026-1037.
- Legendre, L., Demers, S., 1984. Towards dynamic biological oceanography and limnology. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41, 2-19.
- Legendre, L., Demers, S., Lefaivre, D., 1986. Biological production at marine ergoclines. *Elsevier oceanography series* 42, 1-29.
- Lepère, C., Domaizon, I., Debroas, D., 2008. Unexpected importance of potential parasites in the composition of the freshwater small-eukaryote community. *Applied and environmental microbiology* 74, 2940-2949.
- Levin, S.A., Paine, T., 1974. Disturbance, Patch Formation, and Community Structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 71, 2744-2747.
- Levy, M., Jahn, O., Dutkiewicz, S., Follows, M., 2014. Phytoplankton diversity and community structure affected by oceanic dispersal and mesoscale turbulence, *Limnology & Oceanography : Fluids and Environments*.

Lévy, M., Jahn, O., Dutkiewicz, S., Follows, M.J., d'Ovidio, F., 2015. The dynamical landscape of marine phytoplankton diversity. *Journal of The Royal Society Interface* 12, 20150481.

Levy, M., Klein, P., Treguier, A.-M., 2001. Impact of sub-mesoscale physics on production and subduction of phytoplankton in an oligotrophic regime. *Journal of Marine Research* 59, 535-565.

Loder, J. W., Greenberg, D. A., 1986. Predicted positions of tidal fronts in the Gulf of Maine region. *Continental Shelf Research*, 6, 397-414.

MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press.

Mackas, D.L., Denman, K.L., Abbott, M.R., 1985. Plankton patchiness: biology in the physical vernacular. *Bulletin of Marine Science* 37, 652-674.

Mariette, V., 1983. Effet des échanges atmosphériques sur la structure thermique marine. Application à des zones du large et une zone côtière; Brest. Université de Bretagne Occidentale, p. 110.

Martin, A.P., 2003. Phytoplankton patchiness: the role of lateral stirring and mixing. *Progress in Oceanography* 57, 125-174.

McGillicuddy, J.D.J., Dennis, J., 2016. Mechanisms of physical-biological-biogeochemical interaction at the oceanic mesoscale. *Marine Science* 8.

Menge, B.A., Sutherland, J.P., 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *American naturalist*, 351-369.

Paine, R.T., 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, 65-75.

Perruche, C., Rivière, P., Pondaven, P., Carton, X., 2010. Phytoplankton competition and coexistence: Intrinsic ecosystem dynamics and impact of vertical mixing. *Journal of Marine Systems* 81, 99-111.

Pingree, R.D., 1978. Cyclonic eddies and cross-frontal mixing. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 58, 955-963.

Pingree, R.D., Holligan, P.M., Mardell, G.T., 1978. The effects of vertical stability on phytoplankton distributions in the summer on the northwest European Shelf. *Deep Sea Research* 25, 1011-1028.

Pommier, T., Canbäck, B., Riemann, L., Boström, K.H., Simu, K., Lundberg, P., Tunlid, A., Hagström, A., 2007. Global patterns of diversity and community structure in marine bacterioplankton. *Molecular Ecology* 16 (4), 867-880.

Prowe, A. F., Pahlow, M., Dutkiewicz, S., Follows, M., & Oschlies, A., 2012. Top-down control of marine phytoplankton diversity in a global ecosystem model. *Progress in Oceanography*, 101, 1-13.

- Ptacnik, R., Solimini, A.G., Andersen, T., Tamminen, T., Brettum, P., Lepisto, L., Willen, E., Rekolainen, S., 2008. Diversity predicts stability and resource use efficiency in natural phytoplankton communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105, 5134-5138.
- Richerson, P., Armstrong, R., & Goldman, C. R., 1970. Contemporaneous Disequilibrium, a New Hypothesis to Explain the „Paradox of the Plankton”. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 67, 1710-1714.
- Ricklefs, R.E., 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235, 167-171.
- Rivière, P., Pondaven, P., 2006. Phytoplankton size classes competitions at sub-mesoscale in a frontal oceanic region. *Journal of Marine Systems* 60, 345-364.
- Roy, S., Chattopadhyay, J., 2007. Towards a resolution of ‘the paradox of the plankton’: A brief overview of the proposed mechanisms. *Ecological complexity* 4, 26-33.
- Sauterey, B., Ward, B. A., Follows, M. J., Bowler, C., Claessen, D., 2014. When everything is not everywhere but species evolve: an alternative method to model adaptive properties of marine ecosystems. *Journal of plankton research*, fb078.
- Savidge, G., 1976. A preliminary study of the distribution of chlorophyll a in the vicinity of fronts in the Celtic and western Irish Seas. *Estuarine and Coastal Marine Science* 4, 617-625.
- Scheffer, M., Rinaldi, S., Huisman, J., Weissing, F.J., 2003. Why plankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox. *Hydrobiologia* 491, 9-18.
- Sharples, J., 2008. Potential impacts of the spring-neap tidal cycle on shelf sea primary production. *Journal of Plankton Research* 30, 183-197.
- Simpson, J. H., Bowers, D., 1979. Shelf sea fronts' adjustments revealed by satellite IR imagery. *Nature*, 280, 648-651.
- Simpson, J. H., Bowers, D., 1981. Models of stratification and frontal movement in shelf seas. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 28, 727-738.
- Skovgaard, A., 2014. Dirty tricks in the plankton: Diversity and role of marine parasitic protists. *Acta Protozoologica* 53, 51.
- Sommer, U., 1984. The paradox of the plankton: Fluctuations of phosphorus availability maintain diversity of phytoplankton in flow-through cultures. *Limnology & Oceanography* 29, 633-636.
- Sun, Y. J., & Cho, Y. K., 2010. Tidal front and its relation to the biological process in coastal water. *Ocean Science Journal*, 45, 243-251.
- Tilman, D., 1977. Resource competition between plankton algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology*, 58, 338-348.
- Tilman, D., 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press.
- Vallina, S. M., Follows, M. J., Dutkiewicz, S., Montoya, J. M., Cermenó, P., & Loreau, M., 2014a. Global relationship between phytoplankton diversity and productivity in the ocean. *Nature communications*, 5.

Vallina, S. M., Ward, B. A., Dutkiewicz, S., & Follows, M. J., 2014b. Maximal feeding with active prey-switching: A kill-the-winner functional response and its effect on global diversity and biogeography. *Progress in Oceanography*, 120, 93-109.

Yanagi, T., Ishikawa, K., Inoue, K. I., & Susami, S., 1995. Convergence, divergence and vertical velocity at a tidal front in Hiuchi-Nada, Japan. *Journal of Oceanography*, 51(2), 225-238.

Chapitre 6 : Effet de la marée sur les communautés phytoplanctoniques

Chapitre 6 Effet de la marée sur les communautés phytoplanctoniques

Ce sixième et dernier chapitre de résultats porte sur une étude complémentaire visant à étudier le rôle des processus liés à la marée sur les communautés phytoplanctoniques exclusivement dans le système homogène côtier. Il s'agit d'un article en cours de préparation pour soumission dans '*Geophysical Research Letter*'.

6.1 Résumé

L'énergie tidale génère de l'hétérogénéité dans les propriétés physiques (stabilité) et biogéochimiques de l'écosystème (Demers *et al.*, 1986). Dans cette étude, nous avons utilisé un modèle numérique qui résout les cycles tidaux et qui simule un grand nombre de phénotypes phytoplanctoniques pour estimer l'impact de du mélange induit par la marée sur le mélange vertical et la composition de la communauté phytoplanctonique dans la région côtière de la mer d'Iroise (Bretagne, France). Nos résultats montrent l'influence du cycle vives-eaux/mortes-eaux sur la stratification, modifiant également les conditions de croissance du phytoplancton. Durant les vives-eaux, le phytoplancton est limité par la lumière alors que pendant les mortes-eaux, la stabilisation verticale permet des conditions de lumière optimales et la croissance est alors limitée par les faibles concentrations en nutriments. La période de transition entre vives-eaux et mortes-eaux est également associée à une augmentation de la biomasse totale de phytoplancton, une augmentation de la part des diatomées et une diminution de la diversité phénotypique et de l'indice de Shannon.

6.2 Article : Tidal cycle control of biogeochemical and ecological properties of a macrotidal ecosystem.

Tidal cycle control of biogeochemical and ecological properties of a macrotidal ecosystem.

Abstract:

Tidal energy is a key factor in the generation of heterogeneity of physical and biogeochemical properties throughout the water column (Demers *et al.*, 1986). In this study, we use a numerical model resolving tidal cycle and simulating a large number of phytoplankton types to assess the impact of tidal mixing on vertical stability and phytoplankton community in the tidally-mixed area of the Iroise Sea (Brittany, France). Our results show that spring/neap tide cycle primarily influence the vertical stratification, modifying growth conditions for phytoplankton. During spring tide, phytoplankton development is rather light-limited whereas neap tide conditions lead to vertical stabilization and optimal light conditions in the shallow surface layer where low nutrients levels are the limiting factor. The transition from high to low tide coefficients is associated to an increase in total phytoplankton biomass with the rapid development of fast-growing diatoms and a reduced phytoplankton diversity.

6.2.1 Introduction

Temperate shallow waters subjected to strong turbulent movements due to tidal stirring are often seen as vertically homogeneous systems. However, this assumption is not always true as physical mixing varies in its intensity depending on tidal amplitude. This variability occurs at different timescales, from high-low tide (semi-diurnal or diurnal cycles) to spring-neap tide (14.7 days). It is now well-established that a relatively important stratification alternates with periods of fully mixed water column during the low/high tides as well as with the neap/spring tidal cycle (Lagadeuc *et al.*, 1997). The temporary water column stabilization which succeeds to complete mixing is known to affect biological processes, such as nutrients and plankton distribution (Webb and D'Elia, 1980). Indeed, phytoplankton growth is determined by the interacting effects of light and nutrients (Cloern, 1999) that together regulate the presence and abundance of specific taxons or species according to their physiology, growth preferences and adaptative strategies (Verity *et al.*, 1993). Strong vertical mixing that takes place during high energy tidal periods is likely to provide nutrient supply to the surface layer by turbulent processes and diffusion through the pycnocline and at the same time may adversely transport photosynthetic organisms below the photic layer. Thus, it has been shown that this change in hydrodynamic and biogeochemical environment based on the tidal amplitude has an effect on phytoplankton groups distribution over the water column (Lauria *et al.*, 1999; Landeira *et al.*, 2014).

The present study is intended to assess and quantify the impact of these tidal fluctuations on the phytoplanktonic community in a regional temperate macrotidal sea ecosystem. For this purpose, a 3D-modeling framework has been used and applied to the Iroise Sea (N-E Atlantic, France) with a grid resolution of 1.5 km and 120 phytoplankton variables belonging to four functional groups : (i) diatoms (DIA), (ii) dino-nanoflagellates (LND), (iii) picoeukaryotes and cyanobacteria of *Synechococcus sp.* genus (SMALL) and (iv) *Prochlorococcus sp.* analogs (PRO). A general description of this model and a presentation of the Iroise Sea regional configuration can be found in Follows *et al.*, 2007 and Cadier *et al.*, *subm.*

In order to capture the high/ low and spring/neap tidal cycling (periods of 12.42 hours and 14.7 days), a simulation, with two time-frequency outputs every 30' or 24h, has been performed. The discussion is focused on the summer period (mostly September), when the tidal front is clearly developed. This time period encompasses several spring/neap tides cycle and is characterized by the seasonal maximum of the phytoplankton biomass in the tidally

mixed area of the Iroise sea. To the author knowledge, this modeling exercise is the first attempt to model the direct impact of the tides on the diversity of a macrotidal ecosystem.

6.2.2 Tidal effect on vertical stability, phytoplankton biomass and diversity

The effect of tidal energy on vertical mixing and water column stability is more pronounced as bathymetry becomes shallower (fig. 6.1, A). Indeed, offshore waters are permanently stratified during summer as tidal friction on the bottom is not strong enough to break the stratification at the surface. On the opposite, very shallow (<30 m depth) waters near the coast, and in very dynamical regions around the islands, are always vertically homogeneous and not subject to vertical stabilization with no variability related to the tides. Thus, tidal oscillations do not directly impact the variability of phytoplankton abundance and composition in deep offshore waters where dynamics and biological properties are rather related to seasonal variations (see also Schultes *et al.*, 2013) nor in shallow coastal waters (<30 m depth).

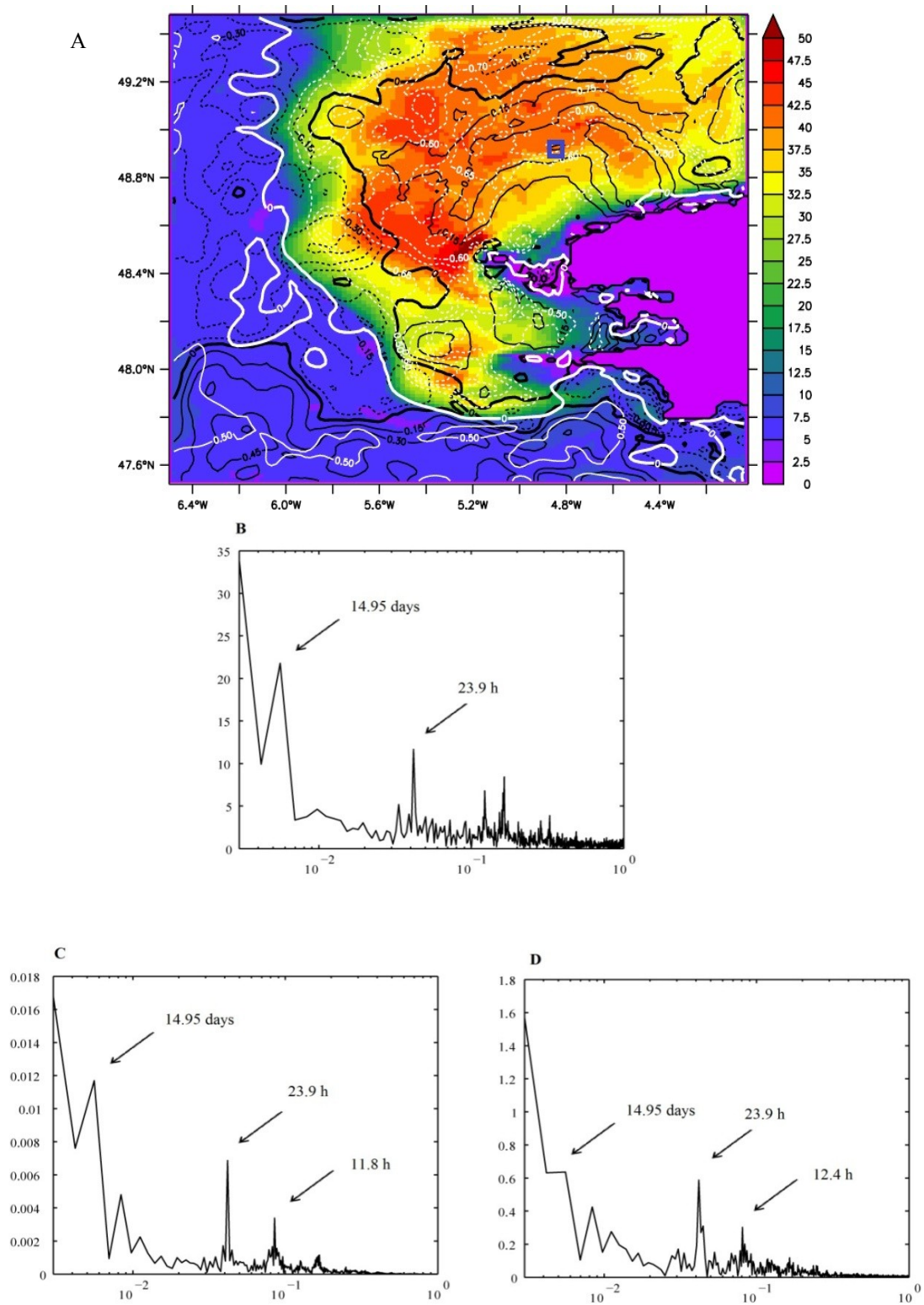


Figure 6.1 : (A) Time standard deviation of the surface mixed layer depth (m) during September 2007. Black lines indicate correlation coefficient between mixed layer depth and phenotype diversity. White lines indicate correlation coefficient between mixed layer depth and phytoplankton biomass (mgC.m⁻³). (B-D) : fast fourier transform at 48°52'N and 4°54'W (blue square on A) for (B) surface mixed layer depth ; (C) total phytoplankton biomass and (D) phenotype richness. *The MLD standard deviation, correlations and fast fourier transform have been computed on averaged outputs every 30 minutes (September 1-30)*

However, in the North East region of our simulated area, the bathymetry ranges between 35 and 100 meters. This region has the highest variability of the surface mixed layer depth (MLD) when compared to deeper waters in the South West or shallow coastal waters. Indeed, the North-East region displays cyclical variations in the vertical stratification as shown by the MLD standard deviation displayed in figure 1 (A). Moreover, our model results show an overall positive correlation between MLD and phytoplankton diversity and a negative correlation between MLD and phytoplankton biomass in the area where mixed layer temporal variability is strong (fig. 6.1, A).

The station located at 48°52'N and 4°54'W (blue square on figure 1, A) is located in this high MLD standard deviation region and also in the maxima of the correlations (computed from the averaged outputs every 30 minutes over September; fig. 6. 1, A) between MLD and phytoplankton biomass (negative correlation) and diversity (positive correlation). At this location, a Fast Fourier Transform of the MLD variability over September shows three distinctive peaks.

The dominant signal has a characteristic period of 14.95 days and is representative of the spring/neap tides cycle. Next in importance is the period of 23.9h (fig. 6. 1, B), that corresponds to diurnal cycle. Similarly to the mixed layer, the main variability mode of both phytoplankton biomass and diversity shows a spring/neap tidal periodicity (~14.95 days), followed by ~24 and ~12 hours (fig. 6.1, C-E).

Time evolution of the MLD within the area of higher mixed layer variability (fig. 6. 1; 48°52'N; 4°54'W) during ten days of September, including both spring and neap tides has been represented on fig. 6.2. The MLD shows complex dynamics and alternate between stability (i.e. shallowing of the surface mixed layer) and enhanced mixing resulting in a stratification breakdown (fig. 6. 2, C). Between September 16th and September 20th, each tide slack (high or low tide) is thus followed by a decrease in tidal barotropic currents. In turn, this decreases the bottom friction which let the stratification of the water column, with a time lag of ~2 hours (fig. 6. 2, A). This processes is nevertheless modulated by the day/night cycle and stratification occurs only when the incident light is sufficient (i.e. during daytime). Thereby, as a matter of fact, when tide slack occurs during night time, in the absence of surface warming, the water column remains homogeneous over the whole water column (96m) (fig. 6. 2, B). During this period of September, the onset of a temporary thermocline (during daytime), located between 40 and less than 10 meters depth after tide slack is very brief and does not exceed one or two hours.

From September 20th, however, a shallow surface mixed layer is continuously present and

does not exceed 20 meters deep with a slight deepening after high tide (especially when high tide occurs during night time). This second period that shows very different behavior compared to preceding days is also characterized by lower tide coefficient (below 40) and corresponds to a neap tide period (with a time-lag after the minimal tide coefficients happening September the 20th). During this neap tide period, tidally-induced mixing is not sufficient to break the stratification when depth is around or over 100m but induce a slight deepening of the MLD (fig. 6. 2, C). Thus, contrary to spring tide during which relaxation of mixing (at slack tide) allows stabilization, the M2 tide seems to have a minor effect on MLD during neap tide when stratification is permanent.

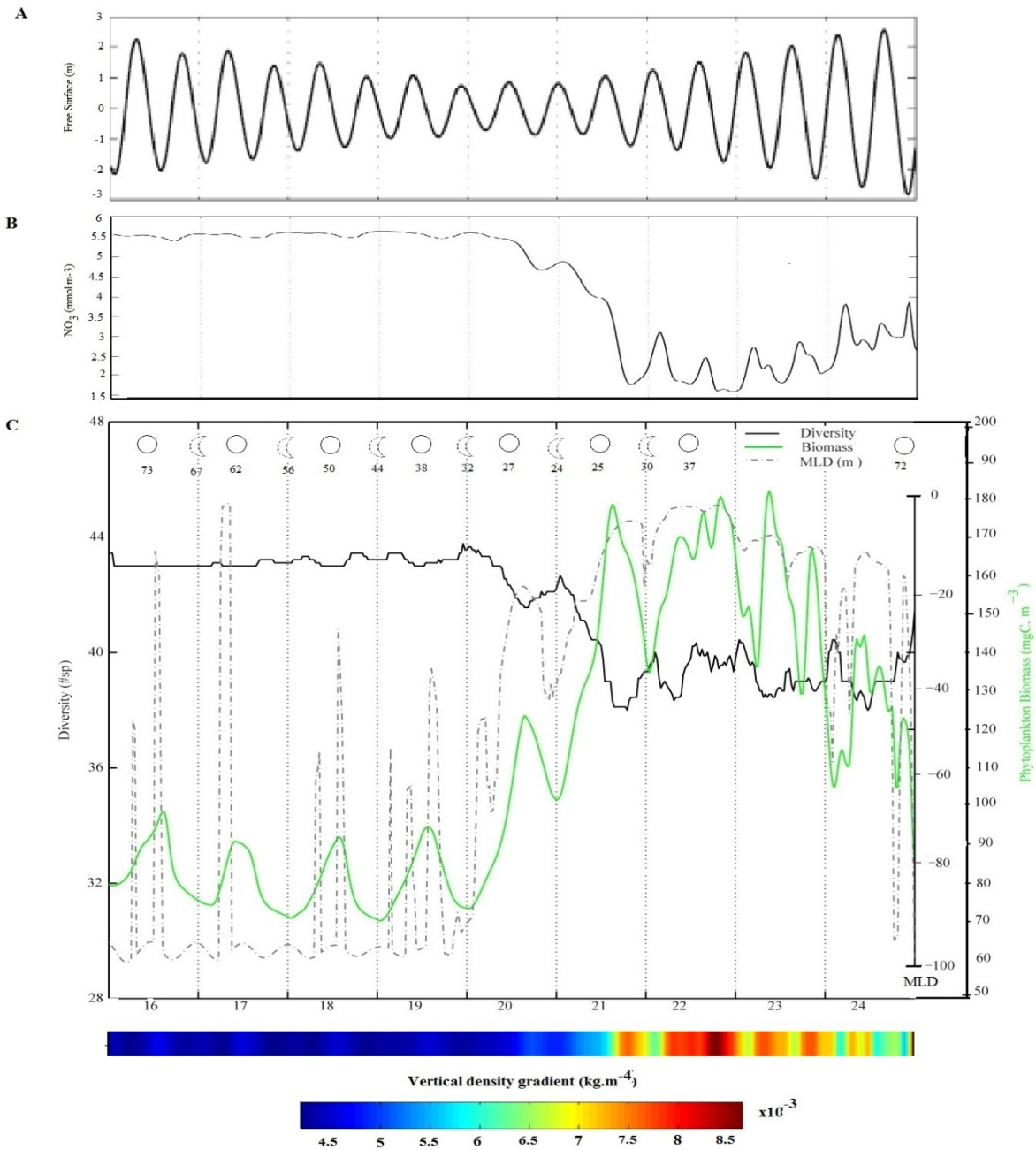


Figure 6.2 : (A) Temporal evolution (averaged outputs every 30 minutes) of free-surface at 48°52'N and 4°25'W during nine days of September 2007 (16-24) including both neap and spring tide periods. (B) Temporal evolution of surface NO_3 concentrations at same location and during the same period. (C) Temporal evolution of surface mixed layer depth (m ; dotted line), total phytoplankton biomass at the surface (mgC.m^{-3} ; green line) and phenotype richness (black line) at same location and during the same period.

Bottom bar indicates the temporal evolution of the vertical density gradient (kg.m^{-4})

6.2.3 Significance for phytoplanktonic communities : high frequency variability

During September, the model was ran with averaged outputs every 30 minutes. This high time frequency allows us to resolve the diurnal and semi-diurnal cycle (M2 tide). Results are presented on figure 2 with a focus on a spring-neap tide cycle (September 16-24).

As long as tidal coefficient is sufficiently high and vertical mixing is maintained throughout the day except during very short stabilization periods following tide slack (i.e. spring tide), the phytoplankton biomass exhibits an overall diurnal cycle (fig. 6. 2, C: days 16-19). Indeed, the biomass shows an increase during daytime ($\sim 95 \text{ mgC.m}^{-3}$) and a decrease during night time ($\sim 75 \text{ mgC.m}^{-3}$), because of the absence of light available for photosynthesis overnight.

Nutrient levels (shown by NO_3 on fig. 6. 2, B) are indeed not limiting. The very brief nature of stratification peaks does not allow a strong use of nutrient, which remains at high levels, and the community to adapt (via an increase in total biomass) to a change in light conditions and thus M2 tidal period does not impact our simulated phytoplankton community during spring tide even if it has an effect on the surface layer depth.

Between September 16th and 19th (spring tide), the phytoplankton diversity in the surface layer is represented by ~ 43 phenotypes and does not show significant time variations with biomass changes : exclusive resource competition within phytoplankton does not apply at short timescale of 12 or 24 hours. Thus, only the concentration of each phenotype changes with diurnal cycle, experiencing an increase during daytime and a decrease at night. This property is linked to the strong coupling between primary production (uptake) and effective changes in biomass in our modeling design (unlike nature where the biomass increase takes place at night).

As tide coefficient decreases (i.e. moving from spring to neap tide conditions), surface mixed layer becomes shallower and temporary stratification lasts longer. We note a time shift of ~ 2 days between lower coefficient (September the 20th on fig. 6. 2) and maximal water column stabilization. This highlights inertia in dynamical properties that is also noticeable in figure 3 which shows that higher stabilization occurs at the end of each neap tide period.

Associated to the tide coefficient, when mixing decreases and vertical stratification increases, phytoplankton growth in the surface layer is no longer governed by light intensity (fig. 6. 2, B

and C and 3., A). Phytoplankton biomass temporal evolution thus shows more complex behavior with diurnal variability and an additional higher frequency variability that corresponds to the semi-diurnal M2 tide period of ~12 hours (fig. 6. 1, C and 2, A to C). High tide slack thus corresponds to higher nutrients/lower phytoplankton biomass at the surface mixed layer when compared to low tide conditions at 48°52'N; 4°25'W (fig. 6. 2, B and C). A slight increase of tidal mixing that follows high tide leads to a slight deepening of the shallow surface mixed layer (fig. 6. 2, A and C), followed by nutrients flux from deeper waters to the surface mixed layer and a dilution of phytoplankton (fig. 6. 2, B and C). A few hours later, at low tide, nutrients available for phytoplankton growth are used and a maximum in total phytoplankton biomass happens, associated with a further nitrate depletion over the surface mixed layer.

Noticeably, these oscillations in phytoplankton and nutrient concentrations with barotropic tide are not visible during the spring tide of the previous days : the stronger currents during spring tides vertically and horizontally mix the area in a larger extent. Nutrients, present in high concentrations, are thus not limiting for phytoplankton growth. Therefore, high frequency oscillations in biomass associated to semi-diurnal period simulated at neap tides correspond to variability in phytoplankton nutrient limitation status.

During neap tide, and at high frequency (~12 hours), the diversity also shows only low variations of a few phenotypes (between 38 and 40 accounted in total phytoplankton diversity). In any case, stronger changes are observed in both mixing intensity/MLD and phytoplankton properties (biomass and diversity) at low frequency (spring/neap tide) (fig. 6. 1, B-D ; fig. 6. 2, C and fig. 6. 3).

6.2.4 Importance of Spring vs. Neap Tide Conditions

A second set of model outputs was obtained by simulating three months, from July to September with outputs every 24 hours to capture spring-neap tides variability during a longer period (fig. 6. 3). Anticorrelation shown on fig. 6. 1 between MLD and phytoplankton biomass and positive correlation between phytoplankton biomass and diversity happen mainly over spring/neap cycling with a period of ~14.9 days.

During neap tide, stratification periods last longer and vertical mixing induced by tidal currents is brief (fig. 6. 2, C). The shallow mixed layer is very thin and a thermocline is generally located above 10 meters deep. Phytoplankton receives advantageous conditions in

light during a sufficiently long time (several days) to respond by adjusting the community composition and phenotypes relative proportions according to their physiological parameters (fig. 6. 3, B and 4). We observe an increase in phytoplankton biomass of $\sim 80 \text{ mgC.m}^{-3}$ between spring and neap tide conditions (i.e. a doubling from ~ 80 to $\sim 160 \text{ mgC.m}^{-3}$), which is four times the differences between day and night concentrations during spring tide and two times those observed during neap tide (fig. 6. 2, C).

A decrease in diversity, represented by both phenotypic richness (defined as the number of phenotypes whose concentrations reaches $>1\%$ of the total biomass), (fig. 6. 3, B) and the Shannon Index (fig. 6. 3, A), is observed as phytoplankton biomass increases at neap tide. The maximal variation in phenotypic diversity is $\sim 5-6$ phenotypes.

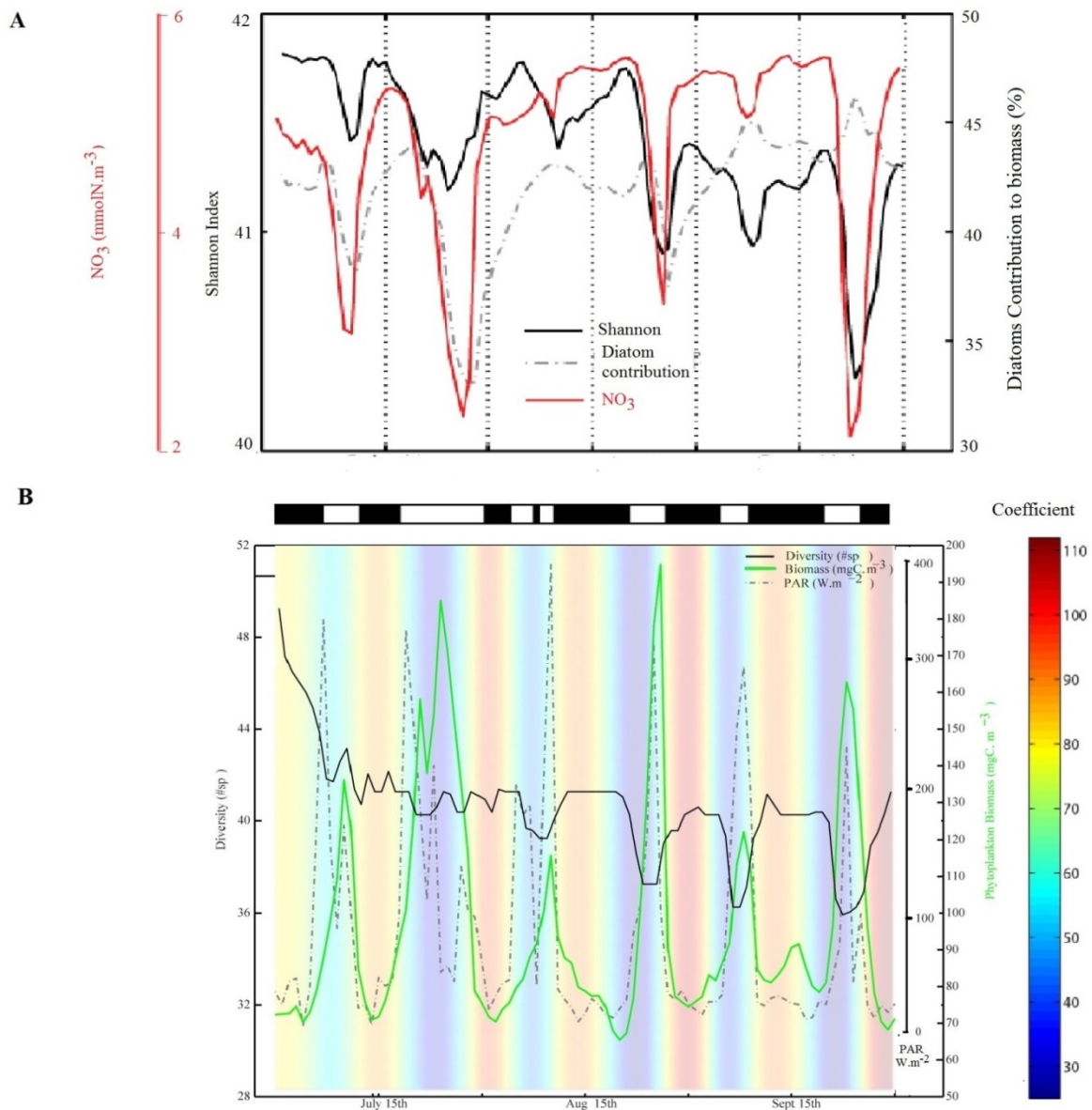


Figure 6.3 : Temporal evolution (averaged outputs every 24 hours) of (A) Shannon Index (black line), NO₃ (mmol.m⁻³; red line) and diatoms contribution to total phytoplankton biomass (%; dotted line) and (B) available PAR in average over the surface mixed layer (W.m⁻² ; dotted line), total phytoplankton biomass at the surface (mgC.m⁻³; green line) and phenotype richness (black line) at 48°52'N and 4°25'W between July 1st and September 30th, 2007. Color on background is the tide coefficient. The top bar on (B) represents the stratification of the water column : black stripe means that the whole water column is vertically homogeneous ; white strip indicates a two-layered water column with some stabilization degree

In terms of community composition, an increase in the contribution of larger size cells (mainly diatoms) is simulated at the beginning of neap tides time period, as water column becomes stratified (fig. 6. 3, A). Indeed, the diatoms proportion in total phytoplankton biomass reaches a maximum of around 45 % at this moment. This increase in diatoms can be explained by different light optimum between small and large cells (and the absence of nutrient limitation), the latter being less adapted to low light intensity which bring them to be less efficient for photosynthesis during spring tide when mixed layer extend over the whole water column (~96 m) (fig. 6. 4, A).

At the end of the neap-tide conditions, the surface becomes nutrient-depleted (fig. 6. 3, A) and the diatoms contribution quickly decreases to less than 40 % of the total biomass (fig. 6. 3, A). When spring-tide conditions come back, they bring back nutrients and diatom contribution starts to recover, further enhanced by following neap tide.

Diatoms thus constitute the functional group wherein phenotypes experience the larger changes in their concentration during the spring/neap tidal cycle (fig. 6. 4). Among large size class, the phenotypes that show the larger difference in their concentrations between spring and neap tide conditions are those with the lowest nutrient half saturation between 0.05 and 0.06 mmolP.m⁻³. This result is coherent with the enhanced nutrient limitation experienced by large phytoplankton in the surface layer during late neap-tide time period.

The decrease in diversity and evenness during neap tide is related to the loss of five phenotypes present in the water column during spring tide and that disappear from the diversity count as the mixed layer shallow (fig. 6. 4, B). Those phenotypes include two small phenotypes, two diatoms and one LND (i.e. nano or dinoflagellates) and are all characterized by low temperature optima (below 12°C) and are thus not adapted to neap tide warming conditions at the surface. The increase in total phytoplankton biomass and the subsequent increase in the biomass threshold at which phytoplankton phenotypes accounted in local diversity results in the exclusion of these low adapted phenotypes.

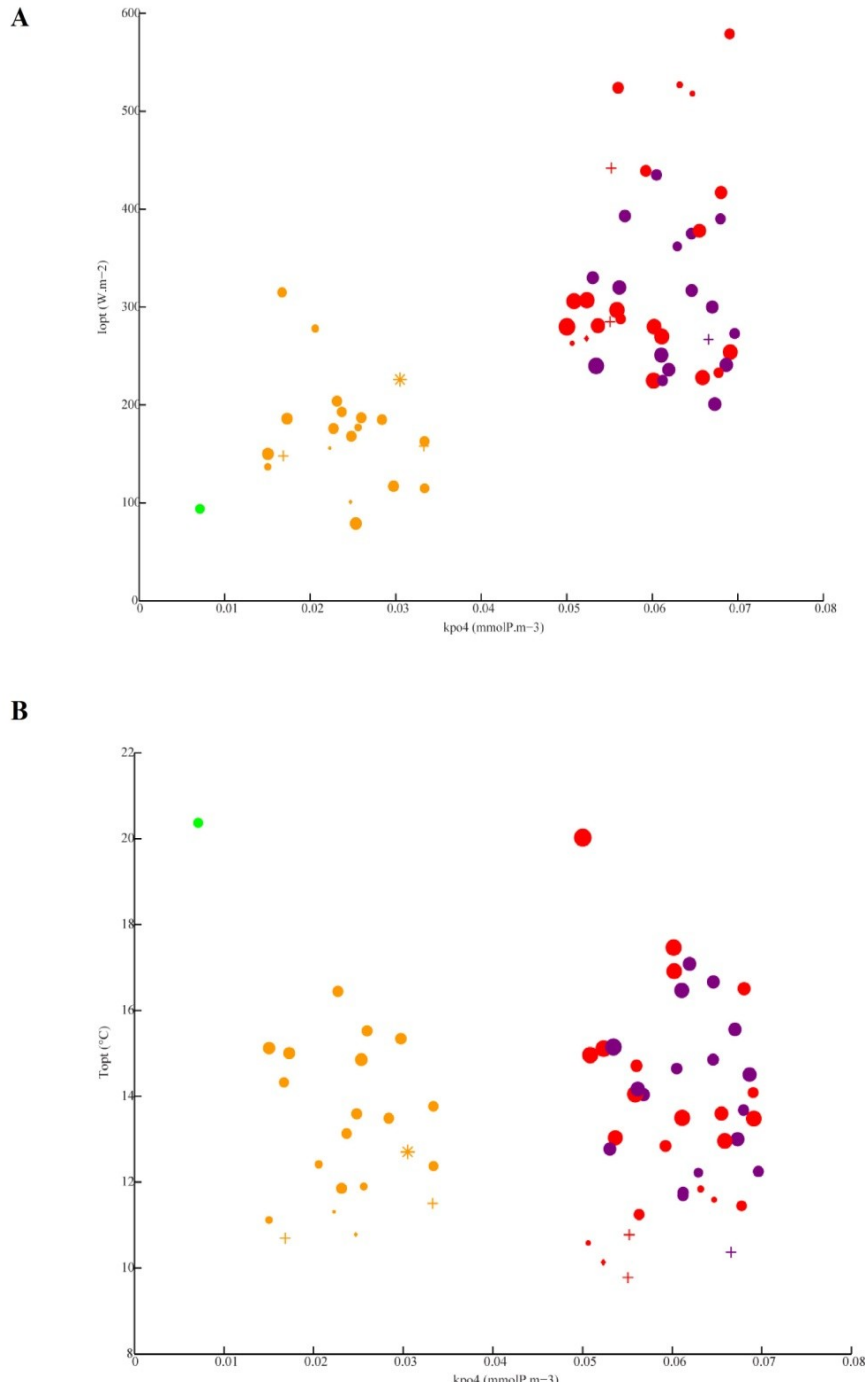


Figure 6.4 : Trait space of phosphate half-saturation constants (mmolP.m^{-3}) and (A) light optima (W.m^{-2}) ; (B) temperature optima ($^{\circ}\text{C}$) for each phytoplankton phenotypes present in diversity calculation (i.e. in concentration higher than 1 % to total biomass) at the surface at $48^{\circ}52'\text{N}$; $4^{\circ}25'\text{W}$ between July 1st and September 30th, 2007. Phenotypes that are only found during spring tide time periods are represented by a cross symbol (+); phenotypes only present during neap tide time periods by a star (*) and other phenotypes are represented by circles proportional to the positive difference between their concentrations during neap tide and spring tide. DIA: red; LNP: purple; SMALL: orange and PRO: green.

Spring and neap tides are defined by the surface mixed layer depth with a threshold of 20 m deep.

6.2.5 Discussion

Responses of phytoplankton growth and composition to spring/neap cycling have already been predicted by a modeling study (Sharples, 2008) and field studies (McGinty *et al.*, 2014; Landeira *et al.*, 2014). However, from the author knowledge, the present study is the first in which the diversity component of phytoplankton communities is addressed in relation to tidal variability.

During neap tides, the decline in the intensity of tidal mixing at the front allow a stratification of the water column (Pingree *et al.*, 1978) that follows a period of high mixing (spring tides) and therefore provides a favorable environment for autotrophic growth with plenty of nutrients and light. In agreement with our results, Morin *et al.* (1985) observed a significant increase of chlorophyll concentrations between spring and neap tides. Similarly, in a coastal station located on the North coast of Brittany, Maguer *et al.* (2015) have shown an overall maximum nitrogen uptake capacity and light utilization efficiency following the decrease in vertical mixing intensity at neap tide. They also showed a higher benefice of reduced mixing and reduced mixed-layer depth for larger cells, as they are less efficient at low light levels than smaller ones. This is in good agreement with our results, showing a greater contribution of large cells as mixed-layer depth is decreasing at neap tides. Within the group of diatoms, Landeira *et al.*, 2014 found an increase in the abundance of diatoms cells between spring and neap tide despite the fact that the length of diatoms are generally shorter (i.e. larger proportion of solitary cells) in neap tides. The same result has also been highlighted earlier by Brunet and Lizon (2003) who showed an increase of opportunistic, well-adapted cells favored by neap tide conditions while, in spring tide, it has been shown that high mixing prevents any adaptation or increase in primary production in shallow coastal systems (Lizon *et al.*, 2002). A relevant explanation for such variations comes from the differential availability of light between spring and neap tides. It has been demonstrated than light rather than nutrients is the major factor controlling growth in permanently well mixed coastal waters (L'Helguen *et al.*, 1996; Maguer *et al.*, 2000).

In our model output, the increase in diatoms contribution during neap tides is followed by a rapid decrease as nutrients concentrations fall down. This result may be related to the model parameterization for the uptake, which is based on a Monod function. The use of a Droop function may be able to lead to slightly different results because of storage capacity of large

cells in order to cope with oligotrophic conditions.

During spring tides, fully mixed water column is deeper than euphotic zone and photosynthesis is therefore light-limited. For these reasons, in our model but also in observed data, large cells (especially diatoms) are likely to be more disadvantaged by spring tide conditions than small, picoplanktonic cells that have lower light optima.

6.2.6 Concluding remarks

In this study, we have described for the first time, using a state-of-the art simulation of the Iroise Sea, the processes related to tidal oscillations that influences phytoplanktonic community and diversity. During spring tide, light appears as the main limiting factors and phytoplankton growth is controlled by day/night period. Conversely, during neap tide, nutrients concentrations are the main limiting factor in the shallow surface layer. A slight nutrient input from deep waters, associated with a dilution of phytoplankton concentrations at the surface, is driven by enhanced mixing following high tide periods. Phytoplankton biomass and NO_3 levels are thus strongly anti-correlated in the surface layer during neap-tide time periods. The effect of high-frequency variability (M2 tide) on biogeochemical and ecological properties of the shallow, tidally-mixed waters of the Iroise Sea is thus overall dependant on the spring/neap tide cycle.

Our results suggests than spring-neap tide cycle strongly control vertical stability as well as phytoplankton abundance and composition. Indeed, reduction of tidal mixing during neap tide leads to a shallowing of the surface mixed layer. An increase of phytoplankton biomass is thus simulated through absence of light limitation and a stronger selection toward fast growing diatoms species occurs with an evenness decrease among the whole phytoplankton community (Shannon Index) and the disappearance of lower fitness phenotypes (5-6 phenotypes). This transient state of lower diversity and diatoms dominance is characterized by a short time frame before nutrients levels fall down, diatoms proportion decreases and diversity recovers its previous level.

References

- Brunet, C., & Lizon, F. (2003). Tidal and diel periodicities of size-fractionated phytoplankton pigment signatures at an offshore station in the southeastern English Channel. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56(3), 833-843.
- Cloern, J. E. (1999). The relative importance of light and nutrient limitation of phytoplankton growth: a simple index of coastal ecosystem sensitivity to nutrient enrichment. *Aquatic ecology*, 33(1), 3-15.
- Demers S., Legendre, L., & Therriault, J. C. (1986). Phytoplankton responses to vertical tidal mixing. In *Tidal mixing and plankton dynamics* (pp. 1-40). Springer New York.
- Lagadeuc, Y., Brylinski, J. M., & Aelbrecht, D. (1997). Temporal variability of the vertical stratification of a front in a tidal Region Of Freshwater Influence (ROFI) system. *Journal of marine systems*, 12(1), 147-155.
- Landeira, J. M., Ferron, B., Lunven, M., Morin, P., Marié, L., & Sourisseau, M. (2014). Biophysical interactions control the size and abundance of large phytoplankton chains at the Ushant tidal front. *PloS one*, 9(2), e90507.
- Lauria, M. L., Purdie, D. A., & Sharples, J. (1999). Contrasting phytoplankton distributions controlled by tidal turbulence in an estuary. *Journal of Marine Systems*, 21(1), 189-197.
- L'Helguen, S., Madec, C., & Le Corre, P. (1996). Nitrogen uptake in permanently well-mixed temperate coastal waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 42(6), 803-818.
- Lizon, F. (2002). Primary production in tidally mixed coastal waters: the eastern English Channel case study. *La mer* 40, 1-9.
- Maguer, J. F., L'Helguen, S., & Le Corre, P. (2000). Nitrogen uptake by phytoplankton in a shallow water tidal front. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51(3), 349-357.
- Maguer, J. F., L'Helguen, S., & Waeles, M. (2015). Effects of mixing-induced irradiance fluctuations on nitrogen uptake in size-fractionated coastal phytoplankton communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 154, 1-11.
- Mcginty, N., Johnson, M. P., & Power, A. M. (2014). Spatial mismatch between phytoplankton and zooplankton biomass at the Celtic Boundary Front. *Journal of Plankton Research*, 36(6), 1446-1460.
- Morin, P., Le Corre, P., & Le Fevre, J. (1985). Assimilation Aand Regeneration of Nutrients off the West Coast of Brittany. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 65(03), 677-695.
- Pingree, R. D., Holligan, P. M., & Mardell, G. T. (1978). The effects of vertical stability on phytoplankton distributions in the summer on the northwest European Shelf. *Deep Sea Research*, 25(11), 1011IN11017-1016IN41028.

Sharples, J. (2008). Potential impacts of the spring-neap tidal cycle on shelf sea primary production. *Journal of Plankton Research*, 30(2), 183-197.

Schultes, S., Sourisseau, M., Le Masson, E., Lunven, M., & Marié, L. (2013). Influence of physical forcing on mesozooplankton communities at the Ushant tidal front. *Journal of Marine Systems*, 109, S191-S202.

Verity, P. G., Yoder, J. A., Bishop, S. S., Nelson, J. R., Craven, D. B., Blanton, J. O., ... & Tronzo, C. R. (1993). Composition, productivity and nutrient chemistry of a coastal ocean planktonic food web. *Continental Shelf Research*, 13(7), 741-776.

Webb, K. L., & D'Elia, C. F. (1980). Nutrient and oxygen redistribution during a spring neap tidal cycle in a temperate estuary. *Science*, 207(4434), 983-985.

Chapitre 7 : Discussion générale et perspectives

Dans le chapitre 1, je définissais le principal objectif de cette thèse comme étant l'étude, via la modélisation, de la diversité des communautés phytoplanctoniques en mer d'Iroise, en lien avec les gradients environnementaux. Pour rappel, les questions auxquelles cette thèse se devait de répondre étaient formulées ainsi :

- Comment l'environnement sélectionne-t-il à la fois les groupes fonctionnels et les traits au sein du phytoplancton ?
- Quels sont les principaux mécanismes (sélection et adaptation locale, relations trophiques, compétition, dispersion etc.) qui influencent la structure des communautés et comment ceux-ci interagissent entre eux ?

Les trois principales hypothèses issues de travaux précédents menés à l'échelle globale et qui ont été testées dans la configuration régionale de la mer d'Iroise durant ma thèse sont :

- les régions mélangées, fortement turbulentes et enrichies en nutriments favorisent les espèces à fort taux de croissance de type diatomées
- à l'inverse, les régions les plus oligotrophes, qui présentent davantage de stabilité (eaux de surface au large pendant la saison estivale par exemple), sont caractérisées par des temps d'exclusion compétitive plus longs, sont dominées par des espèces de taille plus réduite et sont en général plus diversifiées que les régions eutrophes
- La turbulence mésoéchelle et le mélange vertical permettent d'augmenter la diversité à l'échelle locale via le transport passif d'espèces

Les principaux résultats obtenus ainsi que leur validité dans le cadre des questions examinées par cette thèse et les éventuels biais de l'approche utilisée seront discutés dans ce septième et dernier chapitre.

7.1.1 Synthèse de résultats et discussion

7.1.1.1 La diversité phytoplanctonique dans un écosystème régional : principaux résultats issus de la modélisation

a Importance du cycle saisonnier – Succession phytoplanctonique

La mer d'Iroise est un environnement côtier tempéré, avant tout marqué par une forte saisonnalité des forçages de l'atmosphère sur l'océan. La nature et l'intensité de ces forçages déterminent la profondeur de la couche de mélange de surface, définie à partir des échanges de chaleur et de quantité de mouvement à l'interface océan/atmosphère. Ainsi, les profils verticaux d'énergie et de mélange peuvent prendre des formes très variables à l'échelle de l'océan global et la couche de mélange de surface peut s'étendre sur une profondeur allant de quelques mètres à plusieurs centaines de mètres lorsque le mélange turbulent devient important; dans les hautes latitudes (Levitus and Antonov, 1997 ; de Boyer Montégut *et al.*, 2004). Les régions dans lesquelles l'amplitude annuelle de la couche de mélange est la plus forte sont les régions tempérées qui présentent une saisonnalité marquée. Les stratifications estivales induites par le bilan de chaleur positif dès le printemps, sont généralement d'origine thermique et se traduisent par la mise en place d'une thermocline saisonnière à environ 20-30m de profondeur. Cette thermocline isole alors les eaux de surface dont la température peut être jusqu'à 10°C supérieure à la température de fond dans la région qui nous intéresse du plateau de l'Atlantique Nord Est (Vincent et Kurc, 1969 ; Puillat *et al.*, 2004). Ces variations de la profondeur de la couche de mélange au cours d'un cycle saisonnier entraînent une instabilité des conditions environnementales pour le phytoplancton. En particulier, la lumière et la disponibilité en nutriments sont largement influencées par l'extension verticale de la couche de surface sur laquelle les cellules photosynthétiques sont mélangées (Huisman *et al.*, 1999 et 2004). Le cycle saisonnier et ses effets sur la profondeur de mélange, les facteurs environnementaux et la composition du phytoplancton en mer d'Iroise ont été abordés dans le chapitre 4 de cette thèse. Ce cycle saisonnier est particulièrement marqué dans la zone au Sud-Ouest du front d'Ouessant. En accord avec les observations disponibles (Rees *et al.*, 1999), nos résultats montrent une modification de la communauté dans la région Sud-Ouest au cours d'une année. Ainsi, la biomasse hivernale est largement dominée par des espèces picoplanctoniques dans des eaux fortement mélangées, où la lumière est un facteur limitant de la croissance phytoplanctonique. L'accroissement de la durée d'ensoleillement à partir du mois de février permet ensuite le développement d'un bloom phytoplanctonique, d'abord dominé par le picophytoplancton. Le bloom de microphytoplancton (principalement des diatomées)

intervient ensuite, entre la fin du mois de mars et le début du mois d'avril. Il y a donc un effet de la saisonnalité à la fois sur la production primaire, la biomasse phytoplanctonique totale et la composition en groupes fonctionnels de la communauté.

L'influence du cycle saisonnier et de la stabilité verticale sur la composition de la communauté simulée en termes de diversité phénotypique n'a pas été abordée dans les différents chapitres de cette thèse, celle-ci ayant été analysée exclusivement durant la période estivale dans le chapitre 5. Cependant, des résultats complémentaires (fig. 7.1, A) montrent (en moyenne sur l'ensemble de la zone d'étude, dominée par la saisonnalité de la zone au Sud-Ouest du front d'Ouessant), une diminution de la diversité phénotypique durant la période hivernale avec un minimum de 18 phénotypes qui est atteint au début du mois de Mars. En parallèle de cette diminution de la richesse «spécifique», l'indice de Shannon (fig. 7.1, A) montre lui aussi un minimum pour cette même période, indiquant une érosion de l'équitabilité entre les différents phénotypes présents dans la zone au mois de Mars. Cette période spécifique correspond au bloom printanier, associé à un changement de la communauté hivernale, dominée par le picoplancton, vers la communauté printanière dominée par les diatomées (fig. 4.12). Cette forte dominance de quelques espèces opportunistes à fort taux de croissance pendant le bloom printanier (mars) est favorisée par la présence de nutriments en quantité non limitante et par un éclaircissement optimal dans le même temps que des biomasses de prédateurs (zooplancton) relativement faibles (fig. 7.1, B), leur permettant de se développer rapidement, au détriment des autres espèces moins compétitives.

Ainsi, comme déjà mis en évidence dans plusieurs études, la diversité simulée en mer d'Iroise présente un maximum durant la période estivale, qui correspond à des valeurs intermédiaires de production primaire (fig. 7.1, B) et un minimum durant la période la plus productive du bloom printanier (Ly, 2002; Irigoien *et al.*, 2004; Vallina *et al.*, 2014, a).

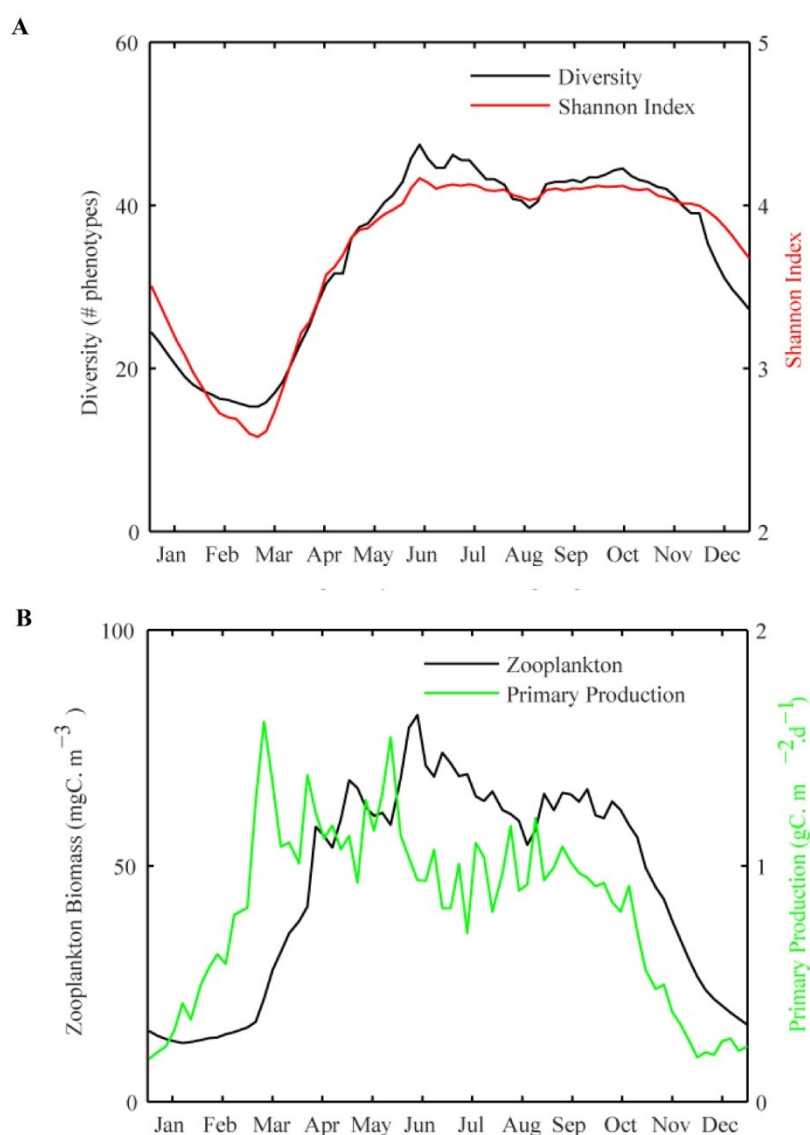


Figure 7.1 : Dynamique temporelle de (A) la richesse spécifique (nombre de phénotypes dépassant un seuil de 1% de la biomasse phytoplanctonique totale) (noir) et l'indice d'équitabilité de Shannon-Wiener (rouge) intégrés sur la couche de mélange de surface et (B) la biomasse zooplanctonique ($\text{mgC} \cdot \text{m}^{-3}$) moyenne dans la couche de surface (noir) et la production primaire intégrée ($\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) (vert) en moyenne sur la totalité du domaine d'étude et au cours de l'année 2007

b Régimes hydrodynamiques et régionalisation des communautés

Durant la période estivale, la mer d'Iroise connaît une régionalisation avec deux régimes hydrodynamiques distincts, séparés par le front de marée d'Ouessant (Pingree and Griffiths, 1978; Le Corre et Mariette, 1985). A l'Est, la zone côtière et la partie au Nord Est du domaine sont caractérisées par un fort mélange vertical induit par le frottement du courant de marée barotrope sur la bathymétrie. Ce mélange vertical permet une homogénéisation de la colonne d'eau par brassage à partir du fond qui évite donc un épuisement des concentrations en nutriments. A l'inverse, celles-ci deviennent rapidement limitantes dans la couche de surface du côté Sud-Ouest du front, région dans laquelle la stratification estivale varie très peu durant toute la période de présence de la structure frontale (i.e. d'avril à octobre). Les forçages environnementaux, la pression de sélection et donc les conditions de développement de la biomasse autotrophe varient donc d'une région à l'autre.

Dans le chapitre 4, nous avons mis en évidence une biorégionalisation des groupes fonctionnels de phytoplancton en relation avec ces facteurs environnementaux durant la période estivale. La zone côtière, sous influence de la marée, contient une biomasse phytoplanctonique majoritairement composée de diatomées. En revanche, la partie stratifiée de notre domaine d'étude (située au Sud-Ouest du front d'Ouessant) est marquée, dans sa couche de surface fortement oligotrophe dans laquelle la biomasse est très faible, par une plus forte coexistence entre les différents groupes fonctionnels modélisés (diatomées, nano/dino-flagellés, picoeucaryotes/ *Synechococcus sp.* et *Prochlorococcus sp.*). En particulier, les diatomées coexistent avec du picoplancton (SNP ; fig. 4.12), ces deux groupes étant représentatifs de ~30 % de la biomasse chacun (fig. 4.13). Les phénotypes du groupe *Prochlorococcus sp.* sont présents exclusivement dans la couche de surface offshore durant l'été (fig. 4.13), ces derniers étant favorisés par de faibles concentrations en nutriments et ayant un optimum de température élevé, ne le permettant de se maintenir que dans les eaux chaudes et oligotrophes. Dans le maximum de chlorophylle de subsurface, la biomasse est dominée par les espèces picoplanctoniques (~45 % SNP), qui possèdent une meilleure affinité pour les faibles intensités lumineuses par rapport aux espèces de plus grande taille.

D'une manière générale, ces différences entre nos régions, en termes de composition de la communauté phytoplanctonique sont expliquées par des facteurs limitants. Le maximum de chlorophylle en subsurface dans la zone Sud/Ouest, mais également la région côtière, mélangée par la marée, sont principalement limitées en lumière (L'Helguen *et al.*, 1996;

Maguer *et al.*, 2011) alors que la surface de la zone stratifiée est elle limitée par les concentrations de nutriments.

En dépit d'une limitation par la lumière à la fois dans la zone mélangée et au niveau du maximum de subsurface au large, la composition de leurs communautés respectives diffère. En effet, les conditions sont stationnaires au large, dans la zone stratifiée au Sud-Ouest, durant toute la période estivale alors que la zone mélangée présente une variabilité temporelle à haute fréquence liée aux oscillations de la marée. Les résultats de la modélisation dans cette zone Nord-Est, présentés dans le chapitre 6, montrent une stratification verticale durant les périodes de mortes-eaux qui succèdent aux périodes de vives-eaux pendant lesquelles le mélange homogénéise toute la colonne d'eau. Les mortes eaux correspondent donc à une période favorable au cours de laquelle les conditions, à la fois en lumière et en concentrations de nutriments, sont propices à la croissance rapide du microphytoplancton opportuniste (Levin et Paine, 1974 ; fig. 6.3). Les analyses réalisées dans ce chapitre 6 nous ont permis d'approfondir les mécanismes à l'origine de la composition phytoplanctonique dans le système du plateau continental, soumis à l'influence de la marée. Nous avons vu que l'arrivée d'une période de mortes eaux entraîne à la fois une augmentation de la biomasse phytoplanctonique et une diminution de la richesse phénotypique dans la couche de mélange de surface. Pendant ces courtes périodes, durant lesquelles les diatomées se développent de façon très rapide (de l'ordre de 1 ou 2 jours), on observe la disparition, dans le comptage de la diversité, des espèces comparativement moins adaptées aux nouvelles conditions locales caractéristiques de la période de stabilisation. Celles-ci sont néanmoins abondantes en surface durant les vives-eaux. Ce changement dans la composition de la communauté, de nature transitoire (chapitre 6), suite à la stratification, montre la rapidité à laquelle la communauté répond à un changement environnemental dans le système brassé. La succession de ces événements haute fréquence et donc l'alternance dans les conditions limitantes (lumière vs. nutriments) empêchent l'exclusion compétitive en faveur des espèces opportunistes (limitée en lumière en période de vives-eaux).

Par ailleurs, l'étude menée dans le chapitre 5 sur la distribution de la diversité phénotypique a permis de mettre en évidence un maximum de diversité à l'Ouest du front, dans la zone oligotrophe de surface. Cette zone contient en effet un mélange entre les espèces ubiquistes, qui sont celles qui sont compétitives dans la zone côtière et des espèces spécifiques de la zone oligotrophe, à la fois celles qui se développent en surface (*Prochlorococcus sp.*) et celles qui viennent du maximum de subsurface. Ces dernières sont présentes en proportions

significatives dans la zone de maximum de diversité, bien qu'elles ne présentent pas de croissance locale. Ceci est dû à des temps de compétition exclusive relativement longs, comparativement à celui de la région côtière.

La combinaison des résultats issus de nos différentes études montrent bien, durant le régime contrasté d'été, une dominance des espèces opportunistes (stratégies r) dans la partie mélangée et des stratégies K dans la zone oligotrophe au Sud-Ouest de la zone, avec une plus forte coexistence entre les groupes fonctionnels.

Ce résultat valide, en partie, à l'échelle régionale de la mer d'Iroise, les deux premières hypothèses soulevées à l'échelle globale (cf. début de ce chapitre).

Cependant, les relatives faible diversité dans les zones turbulentes (qui correspond à la zone Nord Est et côtière du plateau continental dans notre zone d'étude) et forte diversité dans la zone oligotrophe, en conditions stationnaires durant l'été ne sont pas vérifiées dans notre étude. En effet, la zone oligotrophe Sud-Ouest montre un minimum de diversité phénotypique (bien que la coexistence entre les groupes fonctionnels soit forte) et la zone mélangée, des niveaux de diversité phénotypique intermédiaires, par rapport à la zone frontale qui est la plus diversifiée. Cette distribution de la richesse phénotypique peut être expliquée par plusieurs mécanismes, expliqués dans la section ci-dessous (c)) que sont :

- La variabilité haute fréquence (liée à la marée), qui diminue la compétition exclusive en faveur des diatomées dans la zone brassée
- Le transport physique au niveau de la zone frontale

Par ailleurs, la paramétrisation du broutage dans le modèle est également un processus qui est susceptible de modifier l'issue de la compétition et la diversité par rapport aux résultats de Barton *et al.* (2014), en accord avec des études postérieures menées à l'échelle globale (Vallina *et al.*, 2014, a). Ce dernier point sera discuté dans la section §7.1.1.2, c)

c Mécanismes à l'origine de la distribution de la diversité phénotypique simulée pour le phytoplancton

Comme vu précédemment, les gradients environnementaux et la disponibilité des ressources définissent des niches écologiques, à partir des gammes de variation des facteurs, abiotiques mais aussi biotiques (interactions entre espèces, présence de prédateurs). La différenciation de niches est donc un processus local par lequel la sélection naturelle conduit au maintien d'espèces localement adaptées dans un environnement donné.

Le concept de «niche écologique» (Hutchinson, 1957) s'applique donc aux assemblages phytoplanctoniques et définit l'espace dans lequel une espèce est capable de se développer, contraint par l'impact qu'exerce l'environnement local (physique, chimique et biologique) sur sa capacité de survie et sa croissance (Leibold, 1995). Dans un environnement hétérogène, la répartition spatiale des espèces par niches permet d'augmenter la diversité régionale en permettant aux espèces de se répartir en fonction de leurs affinités pour les différents facteurs environnementaux. Par exemple, les gradients de concentrations en nutriments (Tilman, 1982 ; Grover, 1997), de température (Johnson *et al.*, 2006) ou encore le spectre de lumière (Stomp *et al.*, 2004) sont à l'origine d'une différenciation des niches.

En local, en l'absence de perturbations extérieures (changement environnemental) et en considérant un système à l'équilibre (i.e. conditions stationnaires), les espèces dont la 'fitness' est la plus élevée (i.e. dont la concentration en ressource à l'équilibre R^* est la plus faible) vont préférentiellement se développer et entraîner la disparition des espèces les moins compétitives (Stewart et Levin, 1973, Passarge *et al.*, 2006).

Cependant, la variabilité dans les conditions locales (perturbations qui empêchent la situation d'équilibre d'être atteinte), et la dynamique océanique (qui permet le transport passif d'organismes phytoplanctoniques) par l'intermédiaire des courants océaniques et du mélange, préviennent l'apparition de conditions stationnaires, favorables à l'exclusion compétitive et donc à la structuration en niches de l'écosystème. De plus, ces mécanismes modifient la fitness des phénotypes en changeant la dynamique de compétition.

Tout d'abord, les **perturbations** (modifications du mélange vertical, apports en nutriments etc.) que subissent les écosystèmes océaniques à différentes fréquences temporelles que sont

la variabilité saisonnière, inter-annuelle ou liée au phénomène de marée ou encore lors d'épisodes isolés (tempêtes etc.) **modifient les échelles de temps auxquelles la compétition exclusive intervient** (Göthlich et Oschlies, 2015). Ainsi, ces modes de variabilité permettent la coexistence entre des espèces avec des R^* légèrement différents (Sommer, 1985; Descamps-Julien *et al.*, 2005), ce qui n'aurait pas été possible en conditions stationnaires (Huisman, 2010). Flöder et Sommer (1999) ont d'ailleurs montré que le maximum de diversité est généralement observé pour des fréquences et des intensités de perturbations (e.g. apports de nutriments, mélange etc.) intermédiaires ('Intermediate Disturbance Hypothesis').

Par ailleurs, le **transport océanique** joue également un rôle dans la distribution du phytoplancton : les communautés sont donc influencées par les flux migratoires d'espèces des régions adjacentes. Ainsi, les seules conditions locales ne suffisent pas à expliquer la composition des communautés phytoplanctoniques observées. En effet, le transport permet à des espèces non adaptées localement de s'établir dans des régions où elles ne seraient pas viables en l'absence de transport depuis leur région d'origine (Shmida and Wilson, 1985). En augmentant la connectivité, le transport physique est donc susceptible d'accroître la diversité locale en diminuant par ailleurs les gradients de diversité (diversité β) entre les régions (Clayton *et al.*, 2013 ; Levy *et al.*, 2014 et 2015). Ce concept a été formulé dans la théorie neutre de la diversité selon laquelle les espèces présentes localement sont équivalentes en termes de fitness (redondance écologique), leur dynamique étant principalement influencée par les gains ou les pertes via la migration passive (Hubbel, 2001 et 2005). En d'autres termes, le transport physique permettrait donc le maintien d'espèces non adaptées au niveau local en abaissant leur R^* 'réalisé', qui deviendrait alors similaire à celui des espèces localement adaptées lorsque l'on prend en compte les termes associées au transport (Levy *et al.*, 2014). Le calcul de la concentration à l'équilibre, présenté dans le chapitre 1 (§1.2.1) pour une espèce notée j , devient alors :

$$R_j^* = \frac{k_N * (m - M - V)}{\mu - (m - M - V)}$$

Où M est le transport moyen et V le mélange vertical par unité de biomasse. Ces termes sont positifs pour une addition de biomasse (ils sont alors négatifs lorsqu'ils indiquent un export via les processus physiques), et dans ce cas, R^* diminue.

Ces deux mécanismes complémentaires (la différenciation des niches et la dispersion) permettraient donc d'expliquer la distribution du phytoplancton (Chust *et al.*, 2013). Adjou *et al.* (2012) ont montré, de façon générale, un effet positif du mélange et de l'advection grande-échelle sur la diversité au sein du phytoplancton à l'aide d'un modèle théorique non spatialisé.

A l'échelle régionale, différentes études ont également mis en évidence un effet significatif du transport de différents types d'organismes (sur des échelles spatiales de l'ordre de 10 à 100 km) sur la diversité locale (diversité α , définie comme le nombre d'espèces qui coexistent dans une localisation précise). Ces études se basent sur des configurations issues de modèles théoriques (Plamer and Strathmann, 1981) ou réalistes (Cowen *et al.*, 2000 et 2006; Aiken and Navarrete, 2011) pour répondre à des problématiques de conservation, notamment dans le cadre d'études de connectivité entre différents sites lors de la mise en place d'aires marines protégées.

Les études développées dans les chapitres 4, 5 et 6 permettent d'évaluer le rôle des différents mécanismes décrits ci-dessus (différenciation de niches, hétérogénéité d'habitats, compétition exclusive, variabilité temporelle des conditions environnementales et transport physique) sur la composition du phytoplancton dans un écosystème de front de marée de latitudes tempérées.

En particulier, le chapitre 5 propose une approche innovante en utilisant les propriétés du modèle hydrodynamique et celles du modèle de diversité DARWIN afin d'étudier les impacts relatifs des processus locaux et du transport physique (advection et diffusion) sur les patrons de diversité simulés.

L'importance du rôle des processus physiques sur la diversité phytoplanctonique constituait la troisième hypothèse abordée dans ce travail de thèse (cf. chapitre 1). Mes résultats suggèrent un effet significatif sur la composition des communautés : (i) du mélange vertical d'une part, qui permet une homogénéisation de la communauté phytoplanctonique dans le système de la zone Nord Est de la mer d'Iroise pendant les périodes de vives eaux (chapitre 6) et (ii) du transport advectif d'autre part, via la circulation au niveau de la zone frontale durant l'été (chapitre 5).

Durant l'été, plusieurs sous-régions ont ainsi été déterminées en fonction des caractéristiques hydrodynamiques associées et de leurs impacts sur les écosystèmes :

- la zone de surface du large

Fortement oligotrophes, les eaux de surface du large (au Sud de notre domaine d'étude) présente des biomasses de phytoplancton très faibles et un minimum de diversité phénotypique (malgré une forte coexistence entre groupes fonctionnels).

Cette région est en conditions stationnaires durant la période estivale. Lorsque l'on s'éloigne du front, l'exclusion compétitive (au profit du groupe *Prochlorococcus sp.*, dont le R^* est minimum dans cette région) apparaît donc dès lors que les phénotypes possèdent des R^* légèrement différents (Huisman, 2010).

- la zone brassée

Dans les eaux côtières du plateau continental, brassées par la marée, seuls les phénotypes localement adaptés sont présents en concentrations significatives. Cette zone présente donc un degré de diversité intermédiaire. La variabilité temporelle induite par la marée à l'échelle du cycle vives eaux/mortes eaux entraîne une variabilité des conditions environnementales qui permet la croissance de phénotypes avec des traits différents en limitant la compétition exclusive par rapport à celle mise en place dans la zone stratifiée.

- la zone frontale

Un maximum de diversité associé au front de marée d'Ouessant, et légèrement décalé vers la partie stratifiée à l'Ouest, correspond à une zone de fort mélange vertical et à un upwelling sur le côté chaud. Le maximum de diversité existe grâce au transport de phénotypes non localement adaptés et dont la source est principalement le maximum de chlorophylle de subsurface. Le même constat a été fait par Clayton *et al.* (2013) à plus grande échelle dans les régions d'upwelling de bords Est des océans qui sont également des zones de convergence et des hotspots de diversité, largement dominés par des espèces issus de la migration passive. Ces résultats sont en accord avec la théorie 'neutre', qui permet d'expliquer ces zones de forte diversité dans lesquelles le transport ('equalizing effect'; Chesson, 2000) permet de maintenir en concentrations significatives des espèces non localement adaptées (dont le R^* serait supérieur à celui des espèces locales en l'absence d'une source externe, représentée ici par le transport : rôle de M et V dans la définition de R^*). L'échelle de temps à laquelle le transport intervient est donc plus courte que celle de la compétition exclusive dans cette région.

7.1.1.2 La modélisation en tant qu'outil pour la description de la diversité phytoplanctonique : avantages et limites de l'approche utilisée

Le modèle DARWIN, qui a été choisi dans le cadre de ce travail de thèse, avait au préalable été largement utilisé à l'échelle globale (Follows *et al.*, 2007 ; Dutkiewicz *et al.*, 2009 ; Barton *et al.*, 2010 ; Prowe *et al.*, 2012, a et b etc.) et dans une configuration régionale de l'upwelling de Californie (Goebel *et al.*, 2010). Le modèle a été utilisé ici pour la première fois à relativement haute résolution (1.5 km) dans un écosystème côtier contenant un front de marée, ce qui a permis de tester la validité de l'approche dans un nouveau type d'écosystème spécifique. Pour ce faire, le modèle DARWIN a été couplé avec le code de circulation océanique ROMS-AGRIF, largement utilisé dans la communauté française pour la modélisation biogéochimique à l'échelle régionale. Sur le plan technique, le couplage et l'intégration du modèle DARWIN dans ce code hydrodynamique communautaire rend possible son utilisation ultérieure dans d'autres configurations régionales.

Dans la suite de cette partie, les questions conceptuelles, soulevées par le choix de la méthode pour modéliser la diversité du phytoplancton dans le cadre de modèles spatialisés et réalistes, seront abordées. Ces questions représentent autant de verrous à l'amélioration de la modélisation de la diversité et elles devraient, à ce titre, revêtir un fort intérêt pour la communauté des modélisateurs biogéochimiques.

a Quantification de la diversité au sein du plancton

L'une des principales problématiques au centre de la modélisation de la diversité phytoplanctonique réside dans la façon de définir cette diversité. Un critère de présence/absence ne pouvant pas être utilisé du fait de l'existence, d'un nombre constant de phénotypes et des substitutions en cours de simulation, une façon de procéder est de définir arbitrairement un seuil de biomasse au delà duquel une « espèce » sera considérée comme faisant partie de la biomasse (et donc de la diversité) locale. La difficulté majeure de ce type d'approche est constituée par la définition de ce seuil, qui peut être soit absolu, soit proportionnel à la biomasse totale (pourcentage). L'avantage du seuil relatif réside dans le fait que lorsque la biomasse totale augmente, le seuil au dessus duquel les phénotypes font partie

de la diversité augmente également, ce qui permet de ne pas inclure dans le calcul de la diversité les espèces dont la croissance est très faible ou nulle par rapport aux espèces les plus abondantes, dont dépend principalement la biomasse totale. De plus, ce choix permet de suivre les variations de biomasse totale en considérant toujours un même pourcentage de la celle-ci dans le calcul de la diversité.

La prise en compte du seuil relatif de biomasse semble donc être la meilleure manière de procéder lorsque les phénotypes sont répartis sur une large gamme de variation de biomasse. Le seul biais associé à l'utilisation d'un seuil relatif se pose principalement lorsque l'ensemble des espèces présente des biomasses très similaires (i.e. équitabilité forte). La discrimination autour du seuil se fait de façon arbitraire et il devient difficile de définir des gradients clairs de diversité (qui sont généralement faibles) entre des régions pour lesquelles la biomasse varie relativement peu.

Dans les résultats présentés dans ma thèse, et en adéquation avec les études précédentes, il a été choisi de représenter la diversité spécifique comme étant le nombre de phénotypes dont la biomasse dépasse un seuil relatif de 1% de la biomasse totale.

Toutefois, la comparaison entre notre richesse phénotypique estimée à l'aide d'un seuil relatif et l'indice de Shannon montre un bon accord. Cette concordance entre ces deux mesures de diversité prouve la validité du calcul utilisé pour répondre aux questions que pose la thèse concernant la variabilité spatio-temporelle de la diversité au sein des assemblages phytoplanctoniques.

b Groupes fonctionnels et diversité phénotypique intra-groupes

Le modèle DARWIN combine à la fois les propriétés attribuées aux modèles en groupes fonctionnels de phytoplancton (type PISCES etc.) et de la plasticité des traits au sein de chacun des groupes.

Nous avons vu en introduction que la principale critique pouvant être apportée aux modèles en groupes fonctionnels est la difficulté à contraindre et à définir les groupes. En effet, le choix des paramètres et des fonctions peut s'avérer particulièrement ardu lorsque l'on a affaire à des groupes relativement vastes et hétérogènes, au sein desquels la gamme de valeurs des paramètres peut être relativement étendue (Anderson, 2005). En outre, Flynn (2006) pose la

question de la façon dont ‘doit’ être défini un groupe fonctionnel dans les modèles. Classiquement, on utilise des critères physiologiques (expérimentaux) pour définir les paramètres affectés aux différents groupes. Ainsi, dans DARWIN de la même manière que dans d'autres modèles classiques de groupes fonctionnels, les gammes de paramètres pour chacun des groupes sont basées sur les traits d'acquisition des nutriments et l'affinité pour la lumière et la température (interactions avec l'environnement).

Or, il peut exister au sein d'un groupe fonctionnel tel qu'il est classiquement défini dans les modèles, une variabilité spectaculaire de fonctions physiologiques selon les espèces considérées et/ou les conditions environnementales dans lesquelles elles se trouvent.

En complément des groupes fonctionnels, le modèle utilisé ici prend en compte de la plasticité dans les paramètres de croissance liés à la lumière, la température et les concentrations en nutriments au sein de chacun des quatre groupes fonctionnels de phytoplancton, matérialisée par une diversité intra-groupe des stratégies d'adaptation (écotypes). Étant donné que chaque combinaison de paramètres représente un phénotype, qui ne varie pas dans le temps, il est nécessaire de prendre en compte un nombre important de ces phénotypes pour simuler la diversité intra-groupe fonctionnel. Cette méthode permet en théorie de rendre le modèle plus souple et universel en résolvant de manière optimisée l'espace des traits physiologiques.

Cependant, cette augmentation de la résolution au sein de l'espace des traits pour chacun des groupes ne devrait pas entraîner de modification significative des résultats de la modélisation en termes de biomasse totale et de production primaire, comme le ferait une augmentation du nombre de groupes fonctionnels pris en compte (Prowe *et al.*, 2013 et 2014). Il a ainsi été démontré que le nombre de niches fonctionnelles (dont dépend la régionalisation des groupes présentée dans la section §1.1.2) que l'on va voir émerger est directement dépendant du nombre de groupes fonctionnels définis au départ. Pourtant, Goebel *et al.* (2014) montrent qu'abaisser la diversité phénotypique (indépendamment du groupe fonctionnel) en dessous d'un seuil (autour de 5 espèces) entraîne une diminution de la production primaire. Toutefois, ce résultat semble dépendre effectivement du degré d'occupation des niches et donc de la nature des phénotypes intégrés dans le système. En effet, si les niches des phénotypes présents ne se recoupent pas et/ou ne recouvrent pas la totalité de l'‘espace’ disponible (ex. uniquement deux phénotypes dans le système, appartenant par ailleurs au même groupe fonctionnel), le système sera moins efficace en termes de production que lorsque les niches fonctionnelles sont complémentaires.

Cette hypothèse de l'effet de la diversité phénotypique devrait être testée dans une étude ultérieure à partir de la configuration mer d'Iroise développée pendant ma thèse (voir §2.1.3).

c Le concept du 'Everything is Everywhere but Environment Selects' (Baas-Becking, 1944)

L'hypothèse forte qui est faite sur la diversité simulée dans DARWIN est que chaque phénotype, qui correspond à une combinaison de traits particulière (indépendamment des autres phénotypes), est présent potentiellement partout dans l'océan et est ensuite sélectionné ou non par les conditions environnementales : il s'agit du concept du 'Everything Is Everywhere but Environment selects' (EIE). Ainsi, chaque phénotype est ensemencé de façon homogène dans la totalité de la zone modélisée (Follows *et al.*, 2007). A l'échelle globale, ceci implique qu'un même phénotype peut être présent dans plusieurs zones distinctes, géographiquement éloignées et donc isolées les unes des autres. A l'échelle régionale qui nous intéresse, l'hypothèse de « Everything Is Everywhere » est moins critique puisqu'un transport sur des distances de l'ordre de quelques dizaines de kilomètres est envisageable. D'autre part, une étude récente (de Santana *et al.*, 2013) a documenté la présence observée d'espèces communes aux écosystèmes arctique et antarctique, sans qu'elles soient présentes dans les régions tempérées et équatoriales. Le transport de phénotypes étant exclu sur de si longue distance, il ne peut expliquer la présence simultanée de ces phénotypes communs dans ces deux écosystèmes géographiquement distincts, ce qui appuie l'hypothèse du «Everything Is Everywhere».

Une question connexe concerne l'ajout de nouveaux phénotypes, également définis à partir de traits tirés aléatoirement, via la substitution de ceux considérés comme non viables. Comme expliqué dans le chapitre 3 (§ 3.2.4), cette méthode permet de tester un maximum de combinaisons de traits (dans le cadre de l'hypothèse EIE) et de se rapprocher, le plus rapidement possible d'une communauté optimale tout en réduisant le nombre de simulations. Pour des raisons méthodologiques de conservation du nombre de variables, qui est fixe dans les modèles 3D, ces substitutions ont lieu simultanément partout dans le domaine d'étude. Ainsi, si un phénotype n'est pas adapté localement dans un régime hydrodynamique mais l'est dans un autre, celui-ci ne sera pas remplacé dans le premier. En revanche, dès lors que le phénotype est non viable partout dans le domaine, il est remplacé partout. Ce dernier point pose la question de l'«optimalité» de la communauté phytoplanctonique simulée : la communauté obtenue dans les simulations peut être considérée comme quasi optimale pour

l'ensemble du domaine pris dans son intégralité, mais elle est a priori certainement sous optimale dans les régions du domaine (par exemple, dans la zone stratifiée ou dans la DCM). Cette question spatiale peut se transposer aussi au niveau de la variabilité saisonnière. Par exemple, les espèces en été sont, pour la majorité d'entre elles, celles qui auront pu se développer au printemps (à quelques substitutions près) : elles sont donc potentiellement différentes de celles que l'on aurait obtenues en condition strictement estivales. En fait, la fitness des phénotypes et les résultats de la compétition, ainsi que la diversité émergente, sont fonction des échelles de temps relatives des substitutions et de l'écologie (adaptation locale, sélection naturelle et compétition) (Sauterey *et al.*, 2014). Ainsi, la robustesse de l'approche EIE dépend à la fois du nombre de phénotypes de départ et des règles régissant les substitutions. En effet, pour des raisons évidentes de contraintes informatiques, les phénotypes sont en nombre fini, c'est à dire que les traits associés sont discrétisés. Par ailleurs, chaque phénotype est ici constant et non évolutif.

Notons néanmoins que nos résultats montrent que, dans le cadre de nos simulations avec 120 phénotypes, le nombre de substitutions diminue avec le temps (après trois années de simulation ; chapitre 5), excepté parmi les *Prochlorococcus sp.* (qui ne peuvent pas réellement survivre en hiver au vu des contraintes sur la température) ce qui va dans le sens d'une optimisation de la communauté vis-à-vis des conditions environnementales au cours d'un cycle saisonnier (variabilité au niveau annuelle). Même si ce constat peut être généralisé aux cinq simulations effectuées, et si ces simulations (tirage initial aléatoire différent) donnent des résultats intégrés (biomasse des groupes, biodiversité, etc.) identiques, il n'en reste pas moins vrai que les phénotypes et les traits ne sont pas identiques entre ces simulations.

d La prise en compte des trade-offs dans les modèles de diversité

Le modèle prend en compte un type de trade-offs entre les groupes fonctionnels (microphytoplancton vs. picophytoplancton, par exemple). Ce trade-offs concerne le taux de croissance et l'affinité pour les nutriments (stratégie r/K), qui est ici défini selon des considérations allométriques : il existe une corrélation positive entre le taux de croissance maximum et la constante de demi-saturation pour les nutriments (Litchman *et al.*, 2007; Follows *et al.*, 2007). Ce trade-off confère aux cellules des propriétés d'adaptation à différents

environnements en fonction du groupe dans lequel elles se trouvent (Litchman *et al.*, 2007 ; Dutkiewicz *et al.*, 2009). Ainsi, la prise en compte de trade-offs entre les groupes permet d'améliorer la représentation des différentes sous-régions dans les modèles, via une meilleure ségrégation des niches fonctionnelles (Prowe *et al.*, 2013 et 2014). Dans nos simulations, comme c'est le cas avec l'utilisation d'autres modèles discrétisés en groupes fonctionnels, cette différenciation des cellules de grandes taille, opportunistes, à fort taux de croissance et des petites cellules, possédant une forte affinité pour les nutriments et un taux de croissance plus faible entraîne la biorégionalisation des communautés à l'échelle de la mer d'Iroise.

En revanche, aucun trade-off n'est pris en compte par le modèle entre les phénotypes qui appartiennent à un même groupe fonctionnel. En effet, les paramètres de croissance liés à la température, la lumière et les nutriments sont tirés aléatoirement pour chaque phénotype et ne sont pas corrélés au sein d'un groupe fonctionnel (cf. chapitre 1, §1.1.2). Or, l'intégration de trade-offs, généralement basée sur des considérations énergétiques (type DEB; Bruggeman et Kooikman, 2007) comme par exemple entre l'utilisation de la lumière et l'affinité pour les nutriments (Passarge *et al.*, 2006), permettrait de diminuer l'écart entre les R^* des différents phénotypes et donc d'accroître la diversité simulée. En effet, pour des raisons théoriques d'allocation d'énergie, ce type de paramétrisation empêcherait un phénotype d'être 'super-compétiteur' à la fois pour les nutriments et pour la lumière, favorisant ainsi la coexistence.

La validité de cette hypothèse pourrait être testée à partir de la configuration mer d'Iroise dans le cadre d'études ultérieure (voir §2.1.2).

Dans un modèle structuré en groupes fonctionnels et en classes de taille, Ward *et al.* (2012) ont utilisé la taille des cellules pour définir les paramètres de croissance en fonction de relations allométriques au sein de chaque groupe fonctionnel (Moloney et Field, 1991 ; Tang, 1995 ; Hansen *et al.*, 1997). Ainsi, dans un groupe fonctionnel donné (diatomées etc.), les variables phytoplanctoniques sont définies par une gamme continue de classes de taille. Le taux de croissance maximal diminue avec l'augmentation de la taille à l'intérieur des groupes même s'il augmente généralement entre les groupes (du picoplancton vers le microplancton) (Irwin *et al.*, 2006; Marañón *et al.*, 2013).

Il s'agit ici d'une façon de prendre en compte de manière explicite les trade-offs dans les modèles de diversité phytoplanctonique. Ce modèle, qui procure de bon résultats en termes de distribution des nutriments, de la chlorophylle et de la production primaire, a permis

d'étudier la structure en classes de taille des communautés à l'échelle de l'océan globale et de quantifier l'impact relatif des processus 'top-down' et 'bottom-up'.

e Importance du broutage par le zooplancton ('top-down' control)

La paramétrisation du zooplancton et du broutage dans les modèles demeure une des questions qui suscite un intérêt accru dans la communauté des modélisateurs de l'écosystème microbien, tant celle-ci peut avoir un impact sur les sorties de modèles. En effet, la composition des communautés phytoplanctoniques dépend à la fois de la compétition pour la ressource ('bottom-up control') et de la prédation par le zooplancton ('top-down' control et rôle de la mortalité m dans la définition de R^*) (Hairston *et al.*, 1960; Mariani *et al.*, 2013; Ward *et al.*, 2012 et 2013). En particulier, le broutage, par le microzooplancton, des petites cellules phytoplanctoniques (qui sont avantagées en conditions de nutriments limitants) permettrait une coexistence avec les grosses cellules (Amstrong, 1994 ; Ward *et al.*, 2012). De manière générale, la prédation permet donc d'augmenter la diversité simulée au sein des assemblages phytoplanctoniques (Prowse *et al.*, 2012,a).

Plusieurs formulations sont utilisées pour prendre en compte le contrôle de la communauté phytoplanctonique par les hétérotrophes dans les modèles avec des conséquences sur la distribution des groupes fonctionnels et sur la diversité simulées (Anderson *et al.*, 2010).

Parmi elles, une façon classique de représenter explicitement le broutage consiste à définir un taux de prédation du zooplancton pour chacune de ses proies en fonction de préférences fixes, qui dépendent en général du rapport de taille entre le prédateur et sa proie. Dans ce type de paramétrisation, qualifiée de 'no-switching', la proportion de chacune des proies ingérées ne dépend pas de leurs proportions relatives dans la biomasse. A l'inverse, la formulation dite 'active-switching' permet de rationaliser la paramétrisation du broutage en simulant implicitement plusieurs populations zooplanctoniques (dont l'immense diversité est souvent agrégée au sein d'une ou deux variables), spécialisées sur différentes proies et qui varient en fonction de la nature et de l'abondance des proies disponibles (Gentleman *et al.*, 2003). Avec cette paramétrisation, les phénotypes dominants la biomasse de phytoplancton sont préférentiellement broutés par le zooplancton.

Considérée comme étant plus réaliste, cette dernière paramétrisation a été utilisée dans le modèle DARWIN et comparée à la paramétrisation classique de type Holling Type III. La configuration 'active-switching' montre une forte augmentation de la diversité simulée par rapport à la configuration sans switching. En effet, les maxima de diversité (en moyenne annuelle), de l'ordre de 10-12 phénotypes sont simulés dans les basses et moyennes latitudes (Barton *et al.*, 2010) en l'absence du switching alors que le broutage de type 'active-switching' permet une diversité qui dépasse 35 espèces qui coexistent. Cette augmentation de la diversité apparaît surtout dans les hautes latitudes et les latitudes tempérées ($>30^\circ$) (Prowse *et al.*, 2012,a).

L'effet de la paramétrisation du broutage a également été testé dans notre configuration de la mer d'Iroise. Les résultats, présentés sur la figure 7.2, montrent la même tendance avec une augmentation de la diversité simulée en utilisant la paramétrisation 'active-switching', encore qualifiée de 'kill-the-winner theory' KTW (Vallina *et al.*, 2014, b). En outre, le patron horizontal de distribution de la diversité en surface se trouve inversé lorsque l'on modifie le type de réponse du zooplancton aux variations de biomasse au sein du phytoplancton. Ainsi, durant la période estivale, la diversité maximale se trouve dans la couche de surface oligotrophe au sein de la partie Sud-Ouest stratifiée (~ 10 phénotypes avec des R^* similaires coexistent) avec la paramétrisation classique (fig. 7.2, B) et devient en revanche la plus forte (~ 48 phénotypes) dans la zone frontale (plus précisément immédiatement à l'Ouest du front) lorsque l'on prend en compte un schéma KTW (fig. 7.2, B). Ce résultat peut être expliqué par le fait que la seconde paramétrisation KTW entraîne un plus fort contrôle sur les proies les plus abondantes par le zooplancton et empêche donc les espèces opportunistes (diatomées en particulier), les plus compétitives dans les zones fortement productives (front et zone mélangée) de se développer et d'exclure les autres. De la même manière, à l'échelle globale, cette paramétrisation augmente la pression de broutage et diminue la compétition exclusive dans les régions productives (latitudes tempérées et hotspots de diversité des upwellings de bords Est) (Vallina *et al.*, 2014, b). Dans cette étude, et contrairement à Barton *et al.* (2010), les plus faibles niveaux de diversité sont également observés dans les régions fortement oligotrophes des gyres subtropicaux.

L'impact de la formulation utilisée pour représenter la prédation par le zooplancton dans les modèles s'exprime donc à la fois sur les niveaux de richesse spécifique simulés mais aussi sur la distribution spatiale de la diversité, les interactions entre espèces (coexistence) et sur les propriétés de l'écosystème (chlorophylle totale, production primaire etc. (Prowse *et al.*, 2012, a). Ces résultats témoignent de l'importance à accorder aux choix formulés dans ces formulations et de la nécessité d'études complémentaires sur ce sujet.

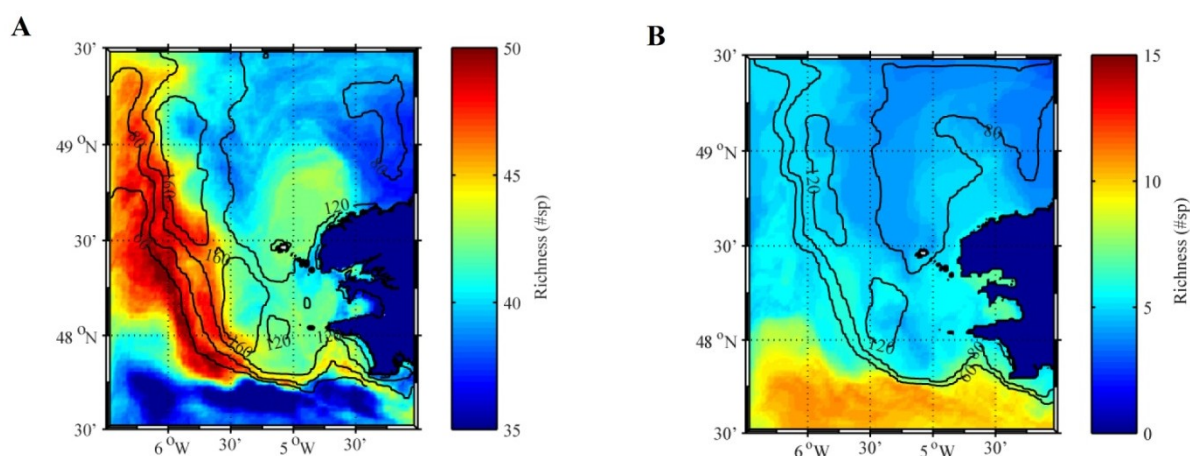


Figure 7.2 : Moyenne mensuelle (Septembre 2007) de la richesse spécifique (nombre de phénotypes) dans la couche de mélange de surface pour (A) la formulation du broutage de type active-switching') utilisée dans la cadre de la thèse et (B) en l'absence de 'active-switching'. Les contours indiquent la biomasse phytoplanctonique moyennée sur la couche de mélange de surface (mgC.m⁻³)

7.1.2 Perspectives

7.1.2.1 Processus dynamiques impactant la diversité

a Dynamique non résolue

La résolution spatiale horizontale utilisée dans la configuration de base de ma thèse est de 1.5 km. Cette résolution nous a permis de simuler de manière correcte les différents régimes hydrodynamiques de la mer d'Iroise, en lien avec les forçages atmosphériques et la circulation, principalement marquée par les forts courants de marée dans la zone. Cependant, elle peut s'avérer insuffisante si l'on veut s'intéresser aux processus fine échelle de la frontogénèse et aux structures méso-échelles associées, de type tourbillons ou filaments. En particulier, l'impact de ces structures et de leur durée de vie sur la composition du phytoplancton pourraient être appréhendé en augmentant la résolution spatiale dans la zone du front d'Ouessant. En effet, le rayon de déformation de Rossby étant de l'ordre de 2.5-3 km dans la région du front d'Ouessant, il serait nécessaire de descendre vers une résolution horizontale de l'ordre de 500 mètres pour résoudre les structures associées à la dynamique frontale.

Par ailleurs, la rade de Brest et la baie de Douarnenez, qui se trouvent à l'Est du front interne de la mer d'Iroise (chapitre 2, §1.2) ne sont pas bien représentées par notre étude, à cause des échanges avec le large qui ne sont pas pris en compte correctement. Ces baies semi-fermées, stratifiées durant la saison estivale et dans lesquelles la présence de rivières (apports d'eau douce, flux de nutriments et de matière organique, stratification haline etc.) joue un rôle majeur en tant que facteur de contrôle des successions phytoplanctoniques (Quéguiner et Tréguer, 1984) ont été et sont encore largement étudiées. En particulier, la composition des communautés phytoplanctoniques en rade de Brest est aujourd'hui bien connue (Quéguiner et Tréguer, 1984; Birrien *et al.*, 1991; Ragueneau *et al.*, 1996 ; Laruelle *et al.*, 2009 etc.). Les stations de mesure de SOMLIT, située à la jonction entre la Mer d'Iroise et la rade de Brest (48° 21' 32 N; 4° 33' 07 W), et Lanvéoc, dans la partie sud de la rade (48°17'41 N ; 4°27'12 W), ont fait l'objet de nombreuses études (Fouillaron *et al.*, 2007) ou de suivis haute fréquence (SOMLIT). Des données exhaustives de diversité, obtenues à partir de la métagénomique, devraient également être disponibles à cette station (thèse en cours).

La modélisation de la rade de Brest, à l'aide d'une configuration à haute résolution (500 m), par exemple via l'utilisation d'une grille imbriquée (grille enfant à l'aide de l'outil AGRIF),

pourrait alors permettre d'étudier la composition du phytoplancton ainsi que sa diversité dans la rade au cours d'un cycle saisonnier, en lien avec les questionnements actuels autour de cette région d'intérêt et de comparer les résultats de la modélisation avec les données disponibles.

En particulier, l'ajout de groupes fonctionnels liés à la mixotrophie (du fait des fortes teneurs en matières organiques et en bactéries dans la zone) (Flynn *et al.*, 2012) ou encore via la prise en compte des diatomées appartenant au microphytobenthos (Chatterjee *et al.*, 2013), qui possèdent une forte affinité pour la lumière, en comparaison avec les diatomées pélagiques, pourraient constituer des chantiers intéressants, en relation avec les thématiques abordées au LEMAR.

b Quantification des apports Lagrangien

Le caractère fortement dynamique de notre domaine d'étude rend l'analyse du transport physique particulièrement complexe. Il a été notamment difficile de distinguer le rôle de la dynamique 'purement' frontale de celui du mélange des oscillations tidales à différentes fréquences. Ce problème a été soulevé dans le chapitre 5, dans lequel est interrogé le rôle du balancement tidal dans la présence et la composition phénotypique et du maximum de diversité à l'Ouest du front d'Ouessant et son décalage par rapport à la moyenne mensuelle du maximum de biomasse et de productivité (observés d'un point de vue Eulérien). Des études complémentaires sont donc nécessaires pour comprendre l'effet de la marée sur les résultats obtenus. En particulier, le couplage entre mouvements/mélanges verticaux liés aux cycles tidaux (chapitre 6) du côté mélangé, la dynamique frontale et les instabilités associées sur le côté chaud, ainsi que l'oscillation horizontale de la position du front pourrait être intéressant à mieux comprendre : ces processus dynamiques mettent en effet en contact des communautés différentes (zone mélangée, surface oligotrophe, DCM) sur des échelles de temps variées. L'utilisation d'outils lagrangiens, de type ARIANE (<http://stockage.univ-brest.fr/~grima/Ariane/>), et de traceurs numériques pertinents pourrait à cet égard servir à suivre les trajectoires de masses d'eau et leur mélange dans la région de front d'Ouessant.

7.1.2.2 Processus biologiques impactant la diversité

Dans la première partie de ce chapitre, plusieurs questions substantielles et potentielles limites de l'utilisation du modèle telle qu'elle a été faite dans ma thèse ont été soulevées. Les différentes parties qui suivent proposent des études qui permettraient de répondre en partie à ces questionnements non résolus par les études précédentes.

D'une manière générale, l'utilisation du modèle en 0D ou en 1D (colonne d'eau) pourrait permettre de passer outre les difficultés, non négligeables, des temps de calcul dans les configurations 3D haute résolution, tout en n'étant pas limité par le nombre de variables (phytoplanctoniques en particulier) à prendre en compte. Ce type de configuration simplifiée pourrait permettre une exploration de l'espace des paramètres et une meilleure compréhension du comportement du modèle (processus, fonctions etc.). A partir d'une configuration 1D, les différents régimes hydrodynamiques (stratifié etc.) pourraient être différenciés et étudiés en détails, en conditions stationnaires ou non.

a Les trade-offs

Afin d'étudier l'effet supposé de la prise en compte des trade-offs intra-groupes (i.e. entre phénotypes dans les groupes fonctionnels) dans la diversité simulée par le modèle, à savoir une augmentation de la coexistence entre phénotypes, l'ajout de considérations énergétiques pourrait être envisagée en incorporant des paramétrisations type DEB. Une manière très simple d'inclure cela à nos simulations serait de contraindre les tirages en ajoutant des corrélations entre les traits tirés, sur la base de caractérisations physiologiques (Litchman *et al.*, 2007). Ce type d'étude de sensibilité, appliqué à la mer d'Iroise nous permettrait de voir directement l'impact de ces contraintes sur les résultats de la modélisation en termes de biomasse, production primaire, diversité fonctionnelle, richesse phénotypique etc.

b Optimalité de la communauté simulée

Nous avons vu dans la partie 1.2.3 que le résultat de la compétition et donc la diversité simulée dépendent directement de l'implémentation du concept EIE. En effet, la convergence vers une communauté dite 'optimale' passe par le fait que les phénotypes 'optimaux' pour des

conditions locales données soient présents dans le système (EIE). Cependant les conditions locales varient également dans le temps. Pour tester l'impact de la variabilité temporelle par rapport aux temps d'adaptation de la communauté et celui de l'EIE, une des manières de faire pourrait être de tester le modèle en conditions stationnaires, en conditions estivales par exemple (en 1D ou 3D, avec l'effet du transport en plus). Si les résultats diffèrent entre la simulation qui résout la variabilité saisonnière et celle en conditions stationnaire, la communauté en place dans la simulation initiale est probablement sub-optimale pour les conditions estivales, ce qui indique un biais dans la représentation du EIE.

De même, il serait envisageable de découpler les retirages entre la région mélangée et la région stratifiée pour appréhender la variabilité sub régionale, en complément de la variabilité saisonnière

c Lien diversité/productivité

Comme souligné dans le chapitre 1 (§1.2.3), la relation diversité/production primaire est également une question récurrente en écologie marine. En général, les systèmes les plus diversifiés sont également les plus productifs (Cardinale *et al.*, 2011) pour plusieurs raisons. Tout d'abord, l'effet d'échantillonnage ('sampling effect') ou effet de sélection renvoie au fait que plus un échantillon est diversifié, plus il y a de chances que celui-ci contienne une espèce fortement productive (Huston, 1997). Un second effet est celui de la complémentarité ('complementary effect') qui vise à améliorer l'efficacité de la production primaire via différents mécanismes d'interactions entre espèces : différenciation des niches, facilitation, mutualisme etc. (Isbell et Hector, 2012). Cette complémentarité peut être favorisée par la prédation, notamment dans le cas de l'active-switching qui permet de rapprocher les R^* des différentes espèces présentes ('equalizing effect') (Proulx *et al.*, 2012, b).

Enfin, l'hypothèse de la redondance, encore qualifiée de 'rivet redundancy hypothesis' stipule que lorsqu'un échantillon est fortement diversifié, si une espèce disparaît alors une autre espèce qui est équivalente en termes de fonction pourra prendre sa place et empêcher ainsi une érosion de la production primaire et permettre la résilience du système (Cardinale *et al.*, 2011).

L'effet de la diversité sur la production primaire simulée par le modèle DARWIN a été étudié à l'échelle globale (Proulx *et al.*, 2012, b ; Vallina *et al.*, a) et dans l'écosystème d'upwelling

de Californie (Goebel *et al.*, 2014). Toutes ces études mettent en évidence une relation positive entre diversité et production primaire.

Lorsque l'on s'intéresse aux liens entre les deux en mer d'Iroise (fig. 7.3), le long d'un gradient spatial de conditions environnementales durant la période estivale, on observe une relation de type concave, les plus fortes diversités étant associées à des niveaux intermédiaires de production primaire. Ainsi, la première partie de la courbe correspond à la surface oligotrophe de la région stratifiée au Sud-Ouest, caractérisée par de faibles biomasses (fig. 7.3, A), de faibles niveaux de production primaire et une faible diversité du fait de la forte limitation par les nutriments. La diversité est en revanche maximale dans la zone frontale (sur la côté Ouest du front), qui est la plus productive et dans laquelle la coexistence entre les différents groupes est importante (fig. 7.3, A et B et chapitre 4). Enfin, dans la zone côtière, marquée par des perturbations régulières liées à la marée (chapitre 6), les diatomées (stratégues r, opportunistes) dominent largement la biomasse (fig. 7.3, A) et la diversité est légèrement plus faible (chapitre 5) que dans la zone frontale. Ces résultats sont en accord avec l'étude de Vallina *et al.* (2014, a) à l'échelle globale.

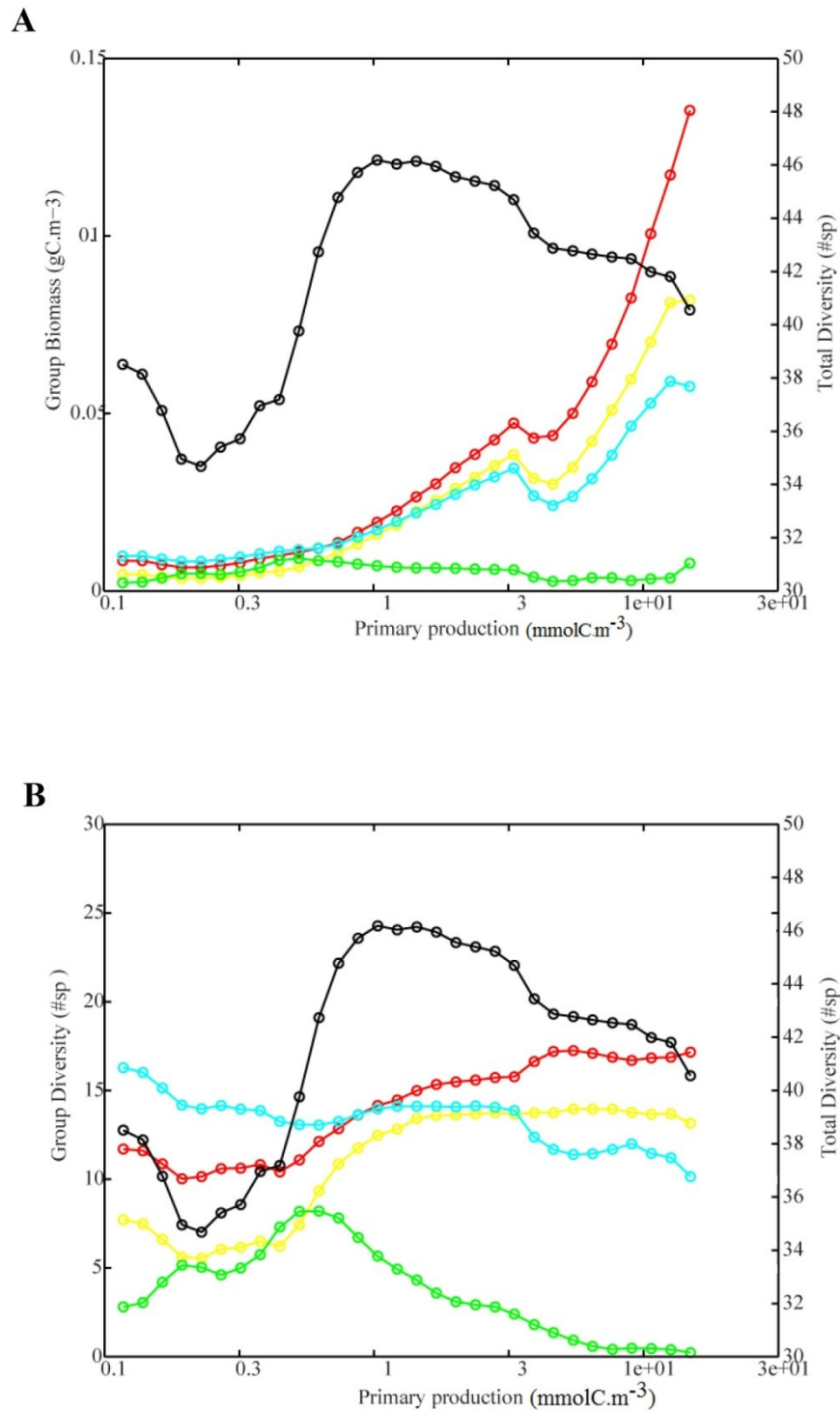


Figure 7.3 : Relation production/diversité (noir, échelle de droite) sur l'ensemble du domaine, durant la période estivale (Juillet à Septembre 2007; données : moyennes à 5 jours). L'échelle de gauche représente : (A) la biomasse et (B) la diversité (richesse spécifique en nombre de phénotypes >1 % de la biomasse totale) au sein de chacun des quatre groupes fonctionnels (rouge : diatomées ; jaune : 'Large Non diatoms' (nano- et dinoflagellés) ; bleu : 'Small Non *Prochlorococcus* sp.' (picoeucaryotes et *Synechococcus* sp.) et vert : *Prochlorococcus* sp.)

En manipulant artificiellement la diversité initiale, Goebel *et al.* (2014) montrent que pour la plupart des phénotypes, la productivité primaire est augmentée lorsque ceux-ci sont en présence d'autres phénotypes, en comparaison à la monoculture ('complementary effect' ou facilitation). La facilitation peut par exemple se produire via le recyclage rapide de la matière organique suite à la croissance des espèces les plus compétitives (DIA), en NH_4 , ensuite disponible pour les autres groupes phytoplanctoniques (PRO et SNP). Les niveaux de production primaire atteignent leur niveau optimal à partir de 5 phénotypes. Ainsi, lorsque la diversité est plus faible (en dessous de 5), la production primaire est également plus faible. Lorsque la niche de chacun des phénotypes modélisées est réduite (en diminuant la gamme de température optimale lors de l'initialisation), ce chiffre, auquel la production primaire atteint sa valeur maximale, est augmenté à ~ 10 phénotypes, indiquant que toutes les niches disponibles dans le modèle ne sont pas forcément remplies dès lors que la diversité initiale diminue. Au delà de ce seuil de 5 ou 10 espèces selon l'amplitude des niches, la productivité ne montre plus d'augmentation associée à une élévation du nombre de phénotypes initiaux. Ce résultat est en accord avec l'hypothèse de la redondance ('rivet redundancy hypothesis' (Goebel *et al.*, 2014).

L'augmentation de la production avec l'accroissement de la diversité dépend également des apports en nutriments. Elle est en effet la plus marquée pour des niveaux intermédiaires, qui permettent la complémentarité entre les espèces en termes d'utilisation des ressources avec comme conséquence une optimisation du fonctionnement de l'écosystème. En revanche, dans les régions fortement oligotrophes ou bien avec des très forts apports en nutriments (sous forme de pulses), la diversité n'est susceptible de favoriser la production primaire que par l'intermédiaire de l'effet de sélection, dans le cas où de bons compétiteurs sont présents parmi le pool d'espèces (Prowse *et al.*, 2012, b).

L'analyse de l'impact de la diversité sur les propriétés de l'écosystème de la mer d'Iroise (en termes d'utilisation des nutriments, de biomasse totale et de production primaire) devrait faire l'objet d'une prochaine étude. Pour ce faire, une simulation comprenant un seul phénotype par groupe fonctionnel sera réalisée, ce phénotype 'moyen' ayant des traits qui correspondent à la moyenne de la gamme de variation utilisée pour définir les traits dans chacun des groupes fonctionnels lors de la simulation initiale. Cette étude permettrait de rapprocher la structure du modèle à une structure plus agrégée, basée sur les types fonctionnels, comme PISCES. Afin de quantifier l'effet de l'adaptation/plasticité, une seconde simulation pourrait être mise en place en utilisant soit les traits moyens réalisés en fin de simulation, soit l'évolution

temporelle des traits moyens au cours de l'année. Par ailleurs, des tests intermédiaires pourraient être envisagés en ne considérant que les phénotypes les plus présents dans les simulations : l'impact des interactions et compétitions, ainsi que du niveau de remplissage des niches, seraient ainsi évalué. Ce type d'expériences pourrait permettre, comme cela a été le cas pour les études présentées précédemment, de comparer les résultats du modèle en incluant différents degrés de diversité et d'estimer l'apport de la diversité dans la capacité du modèle à représenter les principaux flux biogéochimiques (par exemple par rapport à un modèle avec un seul type phytoplanctonique par groupe, type PISCES) en rapport aux observations.

7.1.2.3 Intégration dans les travaux sur la diversité microbienne à l'échelle nationale et internationale

Les études de modélisation nécessitent une comparaison aux observations de terrain pour être validées et dans un but d'amélioration des processus et des paramètres pris en compte. La mer d'Iroise, qui est facilement accessible pour l'échantillonnage a fait l'objet par le passé de nombreuses campagnes qui ont facilité la connaissance de la zone en termes de circulation et des processus biogéochimiques et biologiques. Cependant, encore très peu de données sont disponibles en ce qui concerne la biodiversité du plancton dans cette zone. Pour répondre à ce besoin et dans un but de confrontation avec les études de modélisation qui ont été menées dans le cadre de ma thèse, un projet est en cours de réalisation pour estimer la composition biologique des échantillons naturels à différentes stations de la zone d'intérêt. Ce projet, intitulé M2BIPAT (pour 'Marine Microbial Biodiversity PATterns') a été initié en 2014 avec depuis 5 campagnes qui ont eu lieu en Juin et Septembre 2014 puis Mars, Juillet et Septembre 2015. Ces campagnes, dont une s'est déroulée en condition hivernale (Mars 2015) et les autres soit en début soit en fin de période de stratification au large et donc d'établissement du front saisonnier (septembre), devraient permettre de comparer les communautés des différents régimes de la mer d'Iroise : le régime mélangé sur le plateau continental (2 stations), les régime stratifié à l'Ouest du front (2 stations), la zone frontale identifiée par images satellites de température de surface (1 station) et l'intérieur du front interne (1 station située au large de la pointe St Mathieu avec une profondeur d'environ 50m). Plusieurs profondeurs (couche de surface, fond et une profondeur intermédiaire, au niveau du maximum de chlorophylle de subsurface lorsque celui-ci est présent) ont été échantillonnées. D'autres campagnes sont prévues prochainement et devraient inclure également l'analyse des organismes zooplanctoniques.

Les mesures des premières campagnes ont été à ce jour réalisées en ce qui concerne les nutriments et la taxonomie, au microscope et à l'aide de la cytométrie en flux. L'exploitation de ces données dans un but de comparaison avec les données du modèle devrait avoir lieu prochainement. Par ailleurs, des données supplémentaires, et centrales dans ce projet, basées sur le séquençage à haut débit de l'ADN sont en cours d'analyse, à la fois pour le volet procaryote et celui des eucaryotes.

D'autres campagnes sont prévues prochainement de manière à mieux résoudre la dynamique frontale, en augmentant la résolution à travers le front : elles inclueront également l'analyse des organismes zooplanctoniques (micro et méso) qui a déjà commencé à être prise en compte lors des deux dernières sorties. A noter par ailleurs, qu'au vu des résultats du chapitre 6, il faudra regarder précisément les coefficients de marée lors des différentes campagnes d'observation, qui peuvent avoir un impact sur la communauté observée, en particulier dans la zone côtière mélangée par la marée. Il peut être éventuellement proposé de faire une campagne cross frontale à vives eaux et une autre à mortes eaux pour vérifier les résultats de cette analyse.

De la même façon que cela est fait à grande échelle dans le cadre du projet TARA, qui utilise la métagénomique pour estimer la diversité fonctionnelle et la structure des communautés microbiennes, en lien avec les caractéristiques écologiques (Sunagawa *et al.*, 2015), ces données permettent une vision intégrée de la diversité des micro-organismes et de ses variations aux échelles spatiales et temporelles.

Cependant, l'utilisation de ces données, quasi-exhaustives, pour comparer avec les résultats du modèle tel qu'il est construit dans la configuration de ma thèse n'est pas triviale et demande une réflexion sur la correspondance entre les séquences d'ADN/ARN récupérées et les traits des espèces considérées. Classiquement, les séquences sont caractérisées et clusterisées dans des OTUs (pour 'Operational Taxonomic Unit') qui sont représentatives d'un trait ou d'une fonction caractéristique. Un effort mutualisé de la communauté est en cours pour réaliser une synthèse des OTUs et des traits fonctionnels correspondants (phytoplancton et zooplancton).

L'un des plus grands défis est aujourd'hui d'arriver à relier les gènes aux fonctions de l'écosystème. A ce sujet, une étude récente et prometteuse, basée sur les données TARA a permis de relier la composition génétique des communautés microbiennes à l'export de carbone dans les zones oligotrophes de l'océan (Guidi *et al.*, 2016). Très préliminaires, les résultats de cette étude ont révélé des corrélations significatives entre l'export de carbone à 150m et certaines communautés qu'elles soient bactériennes ou virales, ainsi que *Synechococcus sp.* dans les régimes oligotrophes, ou encore, d'une manière plus surprenante, des radiolaires : ce type de résultat ouvre des perspectives extrêmement riches, et pour l'instant soulèvent énormément de questions (notons que corrélation ne signifie pas causalité). Ils donnent des pistes intéressantes pour aller, dans le cadre de la modélisation, vers une meilleure prise en compte générique des acteurs majeurs contraignant certaines fonctionnalités des écosystèmes marins..

Ce type d'étude pourrait aider à une meilleure compréhension des liens entre diversité taxonomique et fonctionnelle et flux biogéochimiques et permettre éventuellement de mieux contraindre les processus et les variables dans les modèles de diversité.

Références Bibliographiques

- Abraham, E.R. "The generation of plankton patchiness by turbulent stirring". *Nature* 391, (1981) : 577-580.
- Adjou, M., J. Bendtsen, and K. Richardson, "Modeling the influence from ocean transport, mixing and grazing on phytoplankton diversity". *Ecological modelling*, 225 (2012), 19-27.
- Aiken, C. M., and S.A. Navarrete. "Environmental fluctuations and asymmetrical dispersal: generalized stability theory for studying metapopulation persistence and marine protected areas". *Marine Ecology Progress Series*, 428 (2011), 77-88.
- Altazin-Pichon, A. "Application D'un Modèle De Thermocline à La Formation Du Front Thermique En Mer D'iroise." Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, 1981.
- Amstrong, R.A. "Grazing Limitation and Nutrient Limitation in Marine Ecosystems: Steady State Solutions of an Ecosystem Model with Multiple Food Chains." *Limnology and Oceanography* 39, no. 3 (1994): 597-608."
- Anderson, T. R. "Plankton functional type modelling: running before we can walk?". *Journal of plankton research*, 27 (2005): 1073-1081.
- Anderson, T. R., W.C. Gentleman and B. Sinha. "Influence of grazing formulations on the emergent properties of a complex ecosystem model in a global ocean general circulation model". *Progress in Oceanography*, 87(1), (2010): 201-213.
- Andreae, M.O. and P.J. Crutzen. "Atmospheric Aerosols: Biogeochemical Sources and Role in Atmospheric Chemistry." *Science* 226, (1997): 1052-1058.
- Arakawa, A. "Design of the Ucla General Circulation Model University Of California", (1972).
- Auger, P. A., E. Machu, T. Gorgues, N. Grima and M. Waeles. "Comparative Study of Potential Transfer of Natural and Anthropogenic Cadmium to Plankton Communities in the North-West African Upwelling." *Sci Total Environ* 505, (2015): 870-888.
- Aumont, O., E. Maier-Reimer, S. Blain and P. Monfray. "An Ecosystem Model of the Global Ocean Including Fe, Si, P Colimitations." *Global Biogeochemical Cycles* 17, no. 2 (2003): GB001745, doi:10.1029/2001.
- Aumont, O. and L. Bopp. "Globalizing Results from Ocean in Situ Iron Fertilization Studies." *Global Biogeochemical Cycles* 20, no. 2 (2006): GB2017, doi:10.1029/2005GB002591.
- Baird, M.E. and I.M. Suthers. "A Size-Resolved Pelagic Ecosystem Model." *Ecological Modelling* 203, no. 3-4 (2007): 185-203.

- Barton, A. D., Dutkiewicz, S., Flierl, G., Bragg, J., and M.J. Follows. "Patterns of diversity in marine phytoplankton. *Science*", 327(5972), (2010) : 1509-1511.
- Barton, A. D., A. J. Pershing, E. Litchman, N. R. Record, K. F. Edwards, Z. V. Finkel, T. Kiorboe and B. A. Ward. "The Biogeography of Marine Plankton Traits." *Ecol Lett* 16, no. 4 (2013): 522-34.
- Barton, A. D., B. A. Ward, R.G. Williams and M.J. Follows. "The Impact of Fine-Scale Turbulence on Phytoplankton Community Structure." *Limnology & Oceanography : Fluids and Environments* 4, (2014): 34-49.
- Becking, L. G. M. B. "Geobiologie, of Inleiding Tot de Milieukunde: Met Literatuurlijst en Ind. Van Stockum" (1934)
- Birrien, J.L. "Cycles De Variations Des Éléments Nutritifs Et Du Phytoplancton En Baie De Douarnenez Et Dans Les Secteurs Adjacents : Importance Du Front Côtier De L'iroise." Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale (1987).
- Birrien, J. L., M.V.M. Wafar, P. Le Corre, and R. Riso. "Nutrients and primary production in a shallow stratified ecosystem in the Iroise Sea". *Journal of plankton research*, 13(4), (1991) : 721-742.
- Bopp, L. P. Monfray, O. Aumont, J-L. Dufresne, H. Le Treut, G. Madec, L. Terray and J.C. Orr. "Potential Impact of Climate Change on Marine Export Production." *Global Biogeochemical Cycles* 15, no. 1 (2001): 81-99.
- Bopp, L. "Response of Diatoms Distribution to Global Warming and Potential Implications: A Global Model Study." *Geophysical Research Letters* 32, no. 19 (2005).
- Bracco, A., A. Provenzale and I. Scheuring. "Mesoscale Vortices and the Paradox of the Plankton." *Proc Biol Sci* 267, no. 1454 (2000): 1795-800.
- Bragg, J.G., S. Dutkiewicz, O. Jahn, M.J. Follows and S. W. Chisholm. "Modeling Selective Pressures on Phytoplankton in the Global Ocean." *PLoS One* 5, no. 3 (2010): e9569.
- Bruggeman, J. and S. A. L.M. Kooijman. "A Biodiversity-Inspired Approach to Aquatic Ecosystem Modeling." *Limnology & Oceanography* 52, no. 4 (2007): 1533-1544.
- Brunet, C., and F. Lizon. "Tidal and diel periodicities of size-fractionated phytoplankton pigment signatures at an offshore station in the southeastern English Channel. Estuarine", *Coastal and Shelf Science*, 56(3), (2003) : 833-843.
- Buiteveld, H., J.H.M. Hakvoort and M. Donze. "Optical Properties of Pure Water." In *Ocean Optics XII*, 174-183: International Society for Optics and Photonics, (1994).
- Cambon, G. "Etude Numérique De Mer D'iroise : Dynamique, Variabilité De Front D'ouessant Et Evaluation Des Échanges Cross-Frontaux." Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Université de Bretagne Occidentale (2008).

- Capet, X., J.C. McWilliams, M.J. Molemaker and A.F. Shchepetkin. "Mesoscale to Submesoscale Transition in the California Current System. Part I: Flow Structure, Eddy Flux, and Observational Tests." *Journal of physical oceanography* 38, (2008): 29-43.
- Cardinale, B.J., D. S. Srivastava, J.E. Duffy, J.P. Wright, A.L. Downing, M. Sankaran and C. Jouseau. "Effects of Biodiversity on the Functioning of Trophic Groups and Ecosystems." *Nature* 443, no. 7114 (2006): 989-992.
- Cardinale, B. J., K.L. Matulich, D.U. Hooper, J.E. Byrnes, E. Duffy, L. Gamfeldt ... and A. Gonzalez. "The functional role of producer diversity in ecosystems". *American journal of botany*, 98(3), (2011) : 572-592.
- Carradec. J., "Hydrodynamisme Et Production Phytoplanctonique Dans Les Écosystèmes Marins : Influence Des Variations De Lumière Induites Par Le Mélange Vertical Sur L'absorption De L'azote." *Université de Bretagne Occidentale*, (2008).
- Casotti, R., A. Landolfi, C. Brunet, F. D'Ortenzio, O. Mangoni, M. Ribera d'Alcalà and M. Denis. "Composition and dynamics of the phytoplankton of the Ionian Sea (eastern Mediterranean)". *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 108(C9), (2003): 1978–2012.
- Cermeno, P., S. Dutkiewicz, R. P. Harris, M. Follows, O. Schofield and P. G. Falkowski. "The Role of Nutricline Depth in Regulating the Ocean Carbon Cycle." *Proc Natl Acad Sci U S A* 105, no. 51 (2008): 20344-20349.
- Chan, A.T. "Comparative Physiological Study of Marine Diatoms and Dinoflagellates in Relation to Irradiance and Cell Size. Ii : Relationship between Photosynthesis, Growth and Carbon/Chlorophyll a Ratio " *Journal of Phycology* 16, (1980): 428-432.
- Chatterjee, A., C. Klein, A. Naegelen, P. Claquin, A. Masson, M. Legoff,, ... and A. Leynaert, " Comparative dynamics of pelagic and benthic micro-algae in a coastal ecosystem". *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 133, (2013): 67-77.
- Chen, B. and H. Liu. "Relationships between Phytoplankton Growth and Cell Size in Surface Oceans: Interactive Effects of Temperature, Nutrients, and Grazing." *Limnology and Oceanography* 55, no. 3 (2010): 965-972.
- Chesson, P. "Mechanisms of Maintenance of Species Diversity." *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, (2000): 343-366.
- Chevallier, C., S. Herbette, L. Marié, P. Le Borgne, A. Marsouin, S. Péré, B. Levier and C. Reason. "Observations of the Ushant Front Displacements with Msg/Seviri Derived Sea Surface Temperature Data." *Remote Sensing of Environment* 146, (2014): 3-10.
- Chisholm, S. W. "Phytoplankton Size Primary Productivity and Biogeochemical Cycles" in *the Sea Springer*, (1992).

- Chisholm, S. W. "Oceanography: Stirring Times in the Southern Ocean." *Nature* 407, no. 6805 (2000): 685-687.
- Chust, G., X. Irigoien, J. Chave, R.P. Harris and C.M. Duarte. "Latitudinal Phytoplankton Distribution and the Neutral Theory of Biodiversity." *Global Ecology and Biogeography* 22, no. 5 (2013): 531-543.
- Claustre, H., P. Kerhervé, J.C. Marty, L. Prieur, C. Videau and J-H. Hecq, "Phytoplankton dynamics associated with a geostrophic front: ecological and biogeochemical implications". *Journal of Marine Research* 52,(1994): 711-742.
- Clayton, S., S. Dutkiewicz, O. Jahn and M. J. Follows. "Dispersal, Eddies, and the Diversity of Marine Phytoplankton." *Limnology & Oceanography: Fluids & Environments* 3, (2013): 182-197.
- Cloern, J. E. "The relative importance of light and nutrient limitation of phytoplankton growth: a simple index of coastal ecosystem sensitivity to nutrient enrichment". *Aquatic ecology*, 33(1), (1999): 3-15.
- Combes, V., F. Chenillat, E. Di Lorenzo, P. Rivière, M. D. Ohman and S. J. Bograd. "Cross-Shore Transport Variability in the California Current: Ekman Upwelling Vs. Eddy Dynamics." *Progress in Oceanography* 109, (2013): 78-89.
- Connell, J.H. "Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs." *Science* 199, no. 4335 (1978): 1302-1310.
- Corcoran, A. A. and W.K. Boeing. "Biodiversity Increases the Productivity and Stability of Phytoplankton Communities." *PLoS One* 7, no. 11 (2012): e49397.
- Courant, R., K. Friedrichs and H. Lewy. "On the Partial Difference Equations of Mathematical Physics." *IBM JOURNAL*, no. March, 1967 (1967): 215-234.
- Cowen, R. K., K.M. Lwiza, S. Sponaugle, C.B. Paris, and D.B. Olson. "Connectivity of marine populations: open or closed?". *Science*, 287(5454), (2000): 857-859.
- Cowen, R. K., C.B. Paris, and A. Srinivasan. "Scaling of connectivity in marine populations". *Science*, 311(5760), (2006): 522-527.
- D'Ovidio, F., S. De Monte, S. Alvain, Y. Dandonneau and M. Levy. "Fluid dynamical niches of phytoplankton types". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, (2010): 18366-18370.
- De Boyer Montégut, C., G. Madec, A.S. Fischer, A. Lazar, and D. Iudicone. "Mixed layer depth over the global ocean: An examination of profile data and a profile- based climatology". *Journal of Geophysical Research: Oceans*,(2004) 109(C12).
- De Santana, C. N., A.F. Rozenfeld, P.A. Marquet and C.M. Duarte. "Topological properties of polar food webs". *Mar Ecol Prog Ser*, 474, (2013):1 5-26.

- De Vargas, C., S. Audic, N. Henry, J. Decelle, F. Mahé, R. Logares, ... and M. Carmichael. "Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean". *Science*, 348(6237), (2015) 1261605.
- 758.
- Delmas, R. and P. Treguer. "Evolution saisonnière des nutriments dans un écosystème eutrophe d'Europe Occidentale (la rade de Brest). Interactions marines et terrestres." *Oceanologica acta* 6(4), (1983). 345-356.
- Delong, E.F. and N.R. Pace. "Environmental Diversity of Bacteria and Archaea." *Systematic Biology* 50, no. 4 (2001): 479-478.
- Demers S., L. Legendre, and J.C. Therriault. "Phytoplankton responses to vertical tidal mixing". In *Tidal mixing and plankton dynamics* (pp. 1-40). (1986) Springer New York.
- Descamps-Julien, B., and A. Gonzalez. "Stable coexistence in a fluctuating environment: an experimental demonstration". *Ecology*, 86(10), (2005): 2815-2824.
- Doney, S. C., M.R. Abbott, J.J. Cullen, D.M. Karl and L. Rothstein. "From Genes to Ecosystems: The Ocean's New Frontier." *Frontiers in Ecology and the Environment* 2, no. 9 (2004): 457-466.
- Dortch, Q. "The Interaction between Ammonium and Nitrate Uptake in Phytoplankton." *Marine Ecology Progress Series* 61, (1990): 183-201.
- Droop, M.R. "Some Thoughts on Nutrient Limitation in Algae." *Journal of Phycology* 9, (1973): 264-272.
- Duffy, J.E. and J.J. Stachowicz. "Why Biodiversity Is Important to Oceanography: Potential Roles of Genetic, Species, and Trophic Diversity in Pelagic Ecosystem Processes." *Marine Ecology Progress Series* 311, (2006): 179-189.
- Dugdale, R.C. and F.P. Wilkerson. "Silicate Regulation of New Production in the Equatorial Pacific Upwelling." *Nature* 391, no. 270-273 (1998).
- Dutkiewicz, S.W., M.J. Follows, J.C. Marshall and W.W. Gregg. "Interannual Variability of Phytoplankton Abundance in the North Atlantic." *Deep Sea Research II* 48, (2001): 2323-2344.
- Dutkiewicz, S., M. J. Follows and J. G. Bragg. "Modeling the Coupling of Ocean Ecology and Biogeochemistry." *Global Biogeochemical Cycles* 23, no. 4 (2009): GB4017, doi:10.1029/2008GB003405
- Dutkiewicz, S., J. R. Scott and M. J. Follows. "Winners and Losers: Ecological and Biogeochemical Changes in a Warming Ocean." *Global Biogeochemical Cycles* 27, no. 2 (2013): 463-477.

- Edwards, K.F., M.K. Thomas, C.A. Klausmeier and E. Litchman. "Allometric Scaling and Taxonomic Variation in Nutrient Utilization Traits and Maximum Growth Rate of Phytoplankton." *Limnology and Oceanography* 57, no. 2 (2012): 554-566.
- Edwards, K.F., M.K. Thomas, C.A. Klausmeier and E. Litchman. "Light and Growth in Marine Phytoplankton: Allometric, Taxonomic, and Environmental Variation." *Limnology and Oceanography* 60, no. 2 (2015): 540-552.
- Eppley, R.W. "Temperature and Phytoplankton Growth in the Sea." *Fish. Bull.* 70, no. 4 (1972): 1063-1085.
- Falkowski, P. G., E.A. Laws, R.T. Barber and J.W. Murray. "Phytoplankton and Their Role in Primary, New, and Export Production." In *Ocean Biogeochemistry*: Springer, (2003).
- Falkowski, P. G., M. E. Katz, A. H. Knoll, A. Quigg, J. A. Raven, O. Schofield and F. J. Taylor. "The Evolution of Modern Eukaryotic Phytoplankton." *Science* 305, no. 5682 (2004): 354-360.
- Fasham, M. J. R., H.W. Ducklow and S.M. McKelvie. "A Nitrogen-Based Model of Plankton Dynamics in the Oceanic Mixed Layer." *Journal of Marine Research* 48, (1990): 591-639.
- Finkel, Z. V. "Light Absorption and Size Scaling of Light-Limited Metabolism in Marine Diatoms." *Limnology and Oceanography* 46, no. 1 (2001): 86-94.
- Flather, R. A. "A Tidal Model of the North-West European Continental Shelf." *Memoires Société Royale des Sciences de Liège*, 6e serie, tome X, (1976): pp 141-164
- Flöder, S., and U. Sommer. "Diversity in planktonic communities: an experimental test of the intermediate disturbance hypothesis". *Limnology and Oceanography*, 44(4), (1999): 1114-1119.
- Flynn, K. J. "Reply to Horizons Article 'Plankton Functional Type Modelling: Running before We Can Walk' Anderson (2005): Ii. Putting Trophic Functionality into Plankton Functional Types." *Journal of Plankton Research* 28, no. 9 (2006): 873-875.
- Flynn, K. J., D. K. Stoecker, A. Mitra, J. A. Raven, P. M. Glibert, P. J. Hansen, E. Graneli and J. M. Burkholder. "Misuse of the Phytoplankton-Zooplankton Dichotomy: The Need to Assign Organisms as Mixotrophs within Plankton Functional Types." *Journal of Plankton Research* 35, no. 1 (2012): 3-11.
- Follows, M. J., S. Dutkiewicz, S. Grant and S. W. Chisholm. "Emergent Biogeography of Microbial Communities in a Model Ocean." *Science* 315, no. 5820 (2007): 1843-1846.
- Follows, M. J. and S. Dutkiewicz. "Modeling Diverse Communities of Marine Microbes." *Ann Rev Mar Sci* 3, (2011): 427-51.

- Fouillaron, P., P. Claquin, S. L'Helguen, P. Huonnic, V. Martin-Jézéquel, A. Masson, ... and A. Leynaert. "Response of a phytoplankton community to increased nutrient inputs: a mesocosm experiment in the Bay of Brest (France)". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 351(1), (2007): 188-198.
- Franks, P.J.S. "Sink or Swim: Accumulation of Biomass at Fronts." *Marine Ecology Progress Series* 82, (1992): 1-12.
- Franks, P.J.S. "Phytoplankton Blooms at Fronts : Patterns, Scales and Physical Forcings Mechanisms". *Reviews in Aquatic Sciences* 6, (1992): 121-137.
- Franks, P. and C. Chen. "Plankton Production in Tidal Fronts: A Model of Georges Bank in Summer." *Journal of Marine Research* 54, (1996): 631-651.
- Franks, P. and C. Chen. "A 3-D Prognostic Numerical Model Study of the Georges Bank Ecosystem. Part II: Biological-Physical Model." *Deep Sea Research II* 48, (2001): 457-482.
- Friedrichs, M.A. M., J.A. Dusenberry, L.A. Anderson, R.A. Armstrong, F. Chai, J.R. Christian, S.C. Doney, J. Dunne, M. Fujii, R. Hood, D.J. McGillicuddy, J. K. Moore, M. Schertau, Y.H. Spitz and J.D. Wiggert. "Assessment of Skill and Portability in Regional Marine Biogeochemical Models: Role of Multiple Planktonic Groups." *Journal of Geophysical Research* 112, no. C8 (2007).
- Fuhrman, J.A., J.A. Steele, I. Hewson, M.S. Schwalbach, M.V. Brown, J.L. Green, J.H. Brown. "A latitudinal diversity gradient in planktonic marine bacteria". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, (2008) 7774-7778.
- Furnas, M.J. "In Situ Growth Rates of Marine Phytoplankton: Approaches to Measurement, Community and Species Growth Rates." *Journal of Plankton Research* 12, no. 6 (1990): 1117-1151.
- Gan, G., C. Ma and J. Wu."Data clustering: theory, algorithms, and applications". Siam.(2007)
- Gentleman, W., A. Leising, B. Frost, S. Strom and J. Murray. "Functional Responses for Zooplankton Feeding on Multiple Resources: A Review of Assumptions and Biological Dynamics." *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 50, no. 22-26 (2003): 2847-2875.
- Gibbons, J.D. and S. Chakraborti. "Nonparametric Statistical Inference". 5th Ed., Boca Raton, FL: Chapman & Hall/CRC Press, Taylor & Francis Group.(2011)
- Glover, H.E., D.A. Phinney and C.S. Yentsch. "Photosynthetic Characteristics of Picoplankton Compared with Those of Larger Phytoplankton Populations, in Various Water Masses in the Gulf of Maine." *Biological Oceanography* 3, no. 3 (1985).

- Glover, H.E., M.D. Keller and R.W. Spinard. "The Effects of Light Quality and Intensity on Photosynthesis and Growth of Marine Eukaryotic and Prokaryotic Phytoplankton Clones." *Journal of Marine Biology and Ecology* 105, (1987): 137-159.
- Goebel, N.L., C.A. Edwards, J.P. Zehr and M.J. Follows. "An Emergent Community Ecosystem Model Applied to the California Current System." *Journal of Marine Systems* 83, no. 3-4 (2010): 221-241.
- Goebel, N. L., C. A. Edwards, J. P. Zehr, M. J. Follows and S. G. Morgan. "Modeled Phytoplankton Diversity and Productivity in the California Current System." *Ecological Modelling* 264, (2013): 37-47.
- Goebel, N. L., C. A. Edwards, M.J. Follows and J. P. Zehr. "Modeled Diversity Effects on Microbial Ecosystem Functions of Primary Production, Nutrient Uptake, and Remineralization." *Ecology* 95, no. 1 (2014): 153-163.
- Gohin, F., J.N. Druon and L. Lampert. "A five channel chlorophyll concentration algorithm applied to SeaWiFS data processed by SeaDAS in coastal waters". *International journal of remote sensing* 23, (2002): 1639-1661.
- Gohin, F., B. Saulquin, H. Oger-Jeanneret, L. Lozac'h, L. Lampert, A. Lefebvre, P. Riou, and F. Bruchon. "Towards a better assessment of the ecological status of coastal waters using satellite-derived chlorophyll-a concentrations". *Remote Sensing of Environment* 112, (2008): 3329-3340.
- Göthlich, L., and A. Oschlies. "Disturbance characteristics determine the timescale of competitive exclusion in a phytoplankton model". *Ecological Modelling*, 296, (2015): 126-135.
- Gregg, W.W., P. Ginoux, P.S. Schopf and N.W. Casey. "Phytoplankton and Iron: Validation of a Global Three-Dimensional Ocean Biogeochemical Model." *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 50, (2003): 3143-3169.
- Grover, J. P. "Resource Competition in a Variable Environment: Phytoplankton Growing According to The variable-Internal Stores Model." *The american Naturalist* 138, no. 4 (1991): 811-835.
- Grover, J. "Resource competition (Vol. 19)". Springer Science & Business Media.(1997)
- Gruber, N. and J.L. Sarmiento. "Global Patterns of Marine Nitrogen Fixation and Denitrification." *Global Biogeochemical Cycles* 11, no. 2 (1997): 235-266.
- Guidi, L., S. Chaffron, L. Bittner, S. Eveillard, A. Larhlimi, S. Roux, ... and L.P. Coelho. "Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean". *Nature*. (2016)
- Guillard, R.R.L and P. Kilham. "The Ecology of Marine Planktonic Diatoms." *The biology of diatoms* 13, (1977): 470-483.

- Haeckel, E.H.P.A. "Plankton-Studien: Vergleichende Untersuchungen Über Die Bedeutung Und Zusammensetzung Der Pelagischen Fauna Und Flora: Verlag" von G. Fischer, (1890).
- Hairton, N. G., F.E. Smith L.B. and Slobodkin. "Community structure, population control, and competition". *American naturalist*, (1960): 421-425.
- Hansen, B. W., P.K. Bjørnsen and B.W. Hansen. "Zooplankton grazing and growth: Scaling within the 2-2,000~ III body size range". *Limnol. Oceanogr*, 42, (1997): 687-704.
- Hardin, G. "The Competitive Exclusion Principle." *Science* 131, no. 3409 (1960): 1292-1297.
- Harrison, W. G. and T. Platt. "Photosynthesis-Irradiance Relationships in Polar and Temperate Phytoplankton Populations." *Polar Biology* 5, (1986): 153-164.
- Hay, M.E., J.D. Parker, D.E. Burkepile, C.C. Caudill, A.E. Wilson, Z.P. Hallinan and A.D. Chequer. "Mutualisms and aquatic community structure: the enemy of my enemy is my friend". *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, (2004): 175-197.
- Hensen, V. "Das plankton der östlichen Ostsee und des Stettiner Haffs. Die Expedition der Sektion für Küsten-und Hochseefischerei in der östlichen Ostsee".--Sechster Ber. Komm.Wiss. Unters. Dt. Meere Kiel. für die Jahre : (1887) 17-21.
- Hensen, V. "Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren". Schmidt and Klaunig. (1887)
- Hickman, A. E., S. Dutkiewicz, R. G. Williams and M. J. Follows. "Modelling the Effects of Chromatic Adaptation on Phytoplankton Community Structure in the Oligotrophic Ocean." *Marine Ecology Progress Series* 406, (2010): 1-17.
- Hillebrand, H., "Strength slope and variability of marine latitudinal gradients". *Marine Ecology Progress Series* 273, (2004): 251-267.
- Hodur, R.M. "The Naval Research Laboratory's Coupled Ocean/Atmosphere Mesoscale Prediction System (Coamps)." *Monthly weather review* 125, (1997): 1414-1430.
- Holligan, P.M., "Biological implications of fronts on the northwest European continental shelf". *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 302, (1981): 547-562.
- Holligan, P.M., P.J.I. Williams, D. Purdie and R.P. Harris. "Photosynthesis, respiration and nitrogen supply of plankton populations in stratified, frontal and tidally mixed shelf waters". *Marine Ecology Progress Series* 17, (1984): 201-213.
- Holligan, P.M, S.B Groom and D.S Harbour. "What Controls the Distribution of the Coccolithophore, *Emiliana Huxleyi*, in the North Sea?" *Fisheries Oceanography* 2 (1993): 175-183.

- Holling, C.S. "The Functional Response of Predators to Prey Density and Its Role in Mimicry and Population Regulation. "Memoirs of the Entomological Society of Canada 97, no. S45 (1965): 5-60.
- Hood, R.R., E.A. Laws, R.A. Armstrong, N.R. Bates, C.W. Brown, C.A. Carlson, F. Chai, S.C. Doney, P.G. Falkowski, R.A. Feely, M.A.M. Friedrichs, M.R. Landry, J.K. Moore, D.M. Nelson, T.L. Richardson, B. Salihoglu, M. Schartau, D.A. Toole and J.D. Wiggert. "Pelagic Functional Group Modeling: Progress, Challenges and Prospects." Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 53, no. 5-7 (2006): 459-512.
- Howard, K.M. and I.R. Joint. "Physiological Ecology of Picoplankton in the North Sea." Marine Biology 102, (1989): 275-281.
- Hubbell, S. P. "Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence". Functional ecology, 19(1), (2005):166-172.
- Hubbell, S. P. "The unified neutral theory of biodiversity and biogeography" (MPB-32) (Vol. 32). Princeton University Press.(2001)
- Huisman, J. and F.J. Weissing. "Light-Limited Growth and Competition for Light in Well-Mixed Aquatic Environments: An Elementary Model." Ecology 75, no. 2 (1994): 507-520.
- Huisman, J. and F.J. Weissing. "Biodiversity of Plankton by Species Oscillations and Chaos." Nature 402, (1999): 407-410.
- Huisman, J., P. van Oostveen, and F.J. Weissing. "Species dynamics in phytoplankton blooms: incomplete mixing and competition for light". The American Naturalist, 154(1), (1999): 46-68.
- Huisman, J. And F.J. Weissing. "Fundamental Unpredictability in Multispecies Competition." The American Naturalist 157, no. 5 (2001): 488-494.
- Huisman, J., Sharples, J., Stroom, J. M., Visser, P. M., Kardinaal, W. E. A., Verspagen, J. M., and B. Sommeijer. "Changes in turbulent mixing shift competition for light between phytoplankton species". Ecology, 85(11), (2004): 2960-2970.
- Huisman, J., H.C.P. Matthijs and P.M. Visser. "Harmful Cyanobacteria". Vol. 3: Springer, (2005).
- Huisman, J. "Comment on "Patterns of diversity in marine phytoplankton" ". Science, 329(5991), (2010): 512-512.
- Huston, M., "A General Hypothesis of Species Diversity". The American naturalist 113, (1979) 81-101.
- Huston, M. A. "Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity". Oecologia, 110(4), (1997): 449-460.

- Hutchinson, G.E. "Concluding remarks". Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22 (2) (1957): 415–427.
- Hutchinson, G.E., "The paradox of the plankton". The American naturalist 95, (1961): 137-145.
- Hutchinson, G.E. "The niche: an abstractly inhabited hypervolume". The Ecological Theater and the Evolutionary Play. New Haven, CT, USA: Yale University Press, (1965):p p. 26–78.
- Irigoin, X., J. Huisman, J., and R.P. Harris. "Global biodiversity patterns of marine phytoplankton and zooplankton". Nature, 429(6994), (2004): 863-867.
- Johnson, Z. I., E.R. Zinser, A. Coe, N.P. McNulty, E.M.S. Woodward and S.W. Chisholm. "Niche partitioning among Prochlorococcus ecotypes along ocean-scale environmental gradients". Science, 311(5768), (2006):1 737-1740.
- Jouenne, F., S. Lefebvre, B. Véron and Y. Lagadeuc. "Biological and Physicochemical Factors Controlling Short-Term Variability in Phytoplankton Primary Production and Photosynthetic Parameters in a Macrotidal Ecosystem (Eastern English Channel)." Estuarine, Coastal and Shelf Science 65, no. 3 (2005): 421-439.
- Kana, T.M. and P.M Glibert. "Effect of Irradiances up to 2000 Lae M -2 S -L on Marine Synechococcus Wh7803--I. Growth, Pigmentation, and Cell Composition." Deep Sea Research 34, no. 4 (1987): 479-495.
- Kaufman, L. and P.J. Rousseeuw. "Partitioning around medoids (program pam). Finding groups in data: an introduction to cluster analysis", (1990):68-125.
- Kiorboe, T. "Turbulence, Phytoplankton Cell Size, and the Structure of Pelagic Food Webs." Advances in marine biology 29, (1993): 1-72.
- Klausmeier, C. A., E. Litchman, and S.A. Levin. "A model of flexible uptake of two essential resources". Journal of theoretical biology, 246(2), (2007):2 78-289.
- Kondo, J. "Air-sea bulk transfer coefficients in diabatic conditions". Boundary-Layer Meteorology, 9(1),(1975): 91-112.
- Kooijman, S. A. L.M. "Dynamic Energy Budget Theory for Metabolic Organisation" Cambridge university press, (2009).
- L'Helguen, S., C. Madec and P. Le Corre. "Nitrogen Uptake in Permanently Well-Mixed Temperate Coastal Waters." Estuarine, Coastal and Shelf Science 42, (1996): 803-818.
- L'Helguen, S., J. F. Maguer, C. Madec and P. Le Corre. "Dynamique De L'azote Dans Les Systèmes Côtiers : Cas Des Systèmes Côtiers À Fort Mélange Vertical." Océanis 26, no. 4 (2000): 661-686.

- L'Helguen, S., J. F. Maguer and J. Caradec. "Inhibition Kinetics of Nitrate Uptake by Ammonium in Size-Fractionated Oceanic Phytoplankton Communities: Implications for New Production and F-Ratio Estimates." *Journal of Plankton Research* 30, no. 10 (2008): 1179-1188.
- Lagadeuc, Y., J.M. Brylinski and D. Aelbrecht. "Temporal variability of the vertical stratification of a front in a tidal Region Of Freshwater Influence (ROFI) system". *Journal of marine systems*, 12(1), (1997):1 47-155.
- Landeira, J.M., B. Ferron, M. Lunven, P. Morin, L. Marié and M. Sourisseau. "Biophysical Interactions Control the Size and Abundance of Large Phytoplankton Chains at the Ushant Tidal Front." *PLoS One* 9, no. 2 (2014): e90507.
- Large, W.G., J.C. McWilliams and S. C. Doney. " Oceanic Vertical Mixing: A Review and a Model with a Nonlocal Boundary Layer Parameterization. ." *Review in Geophysics* 32, (1994): 363-403.
- Laruelle, G., P. Regnier, O. Ragueneau, M. Kempa, B. Moriceau, S.N. Longphuir, ... and L. Chauvaud. "Benthic-pelagic coupling and the seasonal silica cycle in the Bay of Brest (France): new insights from a coupled physical-biological model". *Marine Ecology Progress Series*, 385,(2009): 15-32.
- Lauria, M. L., D.A. Purdie and J. Sharples. "Contrasting phytoplankton distributions controlled by tidal turbulence in an estuary". *Journal of Marine Systems*, 21(1), (1999): 189-197.
- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg and T.D.A. Forbes. "Plant Functional Classifications: From General Groups to Specific Groups Based on Response to Disturbance." *Trends in Ecology & Evolution* 12, no. 12 (1997): 474-478.
- Le Boyer, A., G. Cambon, N. Daniault, S. Herbette, B. Le Cann, L. Marié and P. Morin. "Observations of the Ushant Tidal Front in September 2007." *Continental Shelf Research* 29, no. 8 (2009): 1026-1037.
- Le Cann, B. "Evolution Annuelle De La Sructure Hydrologique Du Plateau Continental Au Sud De La Bretagne. Modélisation Numérique." Thèse de doctorate en océanographie physique, Université de Bretagne Occidentale, (1982).
- Le Corre, P., and V. Mariette. " Le Front Thermique d'Ouessant et Août et Septembre 1982". *Campagne SATIRDYNATLANT IFREMER, Campagnes Océanographiques Françaises*, 1. (1985)
- Le Corre, P. and S. L'Helguen. "Nitrogen Source for Uptake by Gyrodinium Cf. Aureolum in a Tidal Front." *Limnology & Oceanography* 38, no. 2 (1993): 446-451.
- Le Corre, P., M. Wafar, S. L'Helguen and J. F. Maguer. "Ammonium Assimilation and Regeneration by Size-Fractionated Plankton in Permanently Well-Mixed Temperate Waters." *Journal of Plankton Research* 18, no. 3 (1996): 355-370.

- Le Duff, M. and C. Hily. "Environnement Naturel De L'iroise. Bilan Des Connaissances Et Intérêt Patrimonial" (1999).
- Le Fèvre, J. and J.R. Grall. "On the Relationships of Noctiluca Swarming Off the Western Coast of Brittany with Hydrological Features and Plankton Characteristics of the Environment." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 4, no. 3 (1970): 287-306.
- Le Fèvre, J., M. Viollier, P. Le Corre, C. Dupouy and J.R. Grall. "Remote Sensing Observations of Biological Material by Landsat Along a Tidal Thermal Front and Their Relevancy to the Available Field Data." *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 16, (1983): 37-50.
- Le Fèvre, J. and S. Frontier. "Influence of Temporal Characteristics of Physical Phenomena on Plankton Dynamics, as Shown by North-West European Marine Ecosystems." In *Toward a Theory on Biological-Physical Interactions in the World Ocean*, 245-272: Springer, (1988).
- Le Quéré, C., S.P. Harrison, I.C. Prentice, E. T. Buitenhuis, O. Aumont, L. Bopp, H. Claustre, L. Cotrim Da Cunha, R. J. Geider, X. Giraud, C. Klaas, K.E. Kohfeld, L. Legendre, M. Manizza, T. Platt, R.B. Rivkin, S. Sathyendranath, J. Uitz, A. Watson and D.W. Gladrow. "Ecosystem Dynamics Based on Plankton Functional Types for Global Ocean Biogeochemistry Models." *Global Change Biology* 11, (2005): 2016-2040.
- Legendre, L. and S. Demers. "Towards dynamic biological oceanography and limnology". *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41, (1984):2 -19.
- Legendre, L., S. Demers, S and D. Lefavre. "Biological production at marine ergoclines". *Elsevier oceanography series* 42, (1986):1 -29.
- Legendre, L., B. Robineau, and B. Leblanc. "Single-celled cyanobacteria in the first-year sea ice and ice-covered waters of the Northern Hemisphere". *Bulletin de l'Institut océanographique*, (1999): 169-174.
- Leibold, M. A. "The niche concept revisited: mechanistic models and community context". *Ecology*, 76(5), (1995): 1371-1382.
- Lepère, C., I. Domaizon and D. Debroas. "Unexpected importance of potential parasites in the composition of the freshwater small-eukaryote community". *Applied and environmental microbiology* 74, (2008):2 940-2949.
- Levin, S. A., and R.T. Paine. "Disturbance, patch formation, and community structure". *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71(7), (1974):2 744-2747.
- Levitus, S., and J. Antonov. "Climatological and Interannual Variability of Temperature, Heat Storage, and Rate of Heat Storage in the World Ocean", NOAA Atlas NESDIS 16, US Gov. Printing Office, Wash., DC, 186. (1997)

- Levy, M., P. Klein and A-M. Treguier. "Impact of Sub-Mesoscale Physics on Production and Subduction of Phytoplankton in an Oligotrophic Regime." *Journal of Marine Research* 59, (2001): 535-565.
- Lévy, M., O. Jahn S. Dutkiewicz and M.J. Follows. "Phytoplankton diversity and community structure affected by oceanic dispersal and mesoscale turbulence". *Limnology and Oceanography: Fluids and Environments*, 4(1), (2014) 67-84.
- Lévy, M., O. Jahn, S. Dutkiewicz, M.J. Follows and F. d'Ovidio. "The dynamical landscape of marine phytoplankton diversity". *Journal of The Royal Society Interface*, 12(111), 20150481. (2015)
- Li, W. K. W. "Macroecological patterns of phytoplankton in the northwestern North Atlantic Ocean". *Nature*, 419(6903), (2002);: 54-157.
- Litchman, E., C. A. Klausmeier and P. Bossard. "Phytoplankton Nutrient Competition under Dynamic Light Regimes." *Limnology & Oceanography* 49, no. 4 (2004): 1457-1462.
- Litchman, E., C. A. Klausmeier, J.R. Miller, O.M. Schofield and P. G. Falkowski. "Multi-Nutrient, Multi-Group Model of Present and Future Oceanic Phytoplankton Communities." *Biogeosciences Discussions* 3, no. 3 (2006): 607-663.
- Litchman, E., C. A. Klausmeier, O. M. Schofield and P. G. Falkowski. "The Role of Functional Traits and Trade-Offs in Structuring Phytoplankton Communities: Scaling from Cellular to Ecosystem Level." *Ecol Lett* 10, no. 12 (2007): 1170-1781.
- Litchman, E. and C.A. Klausmeier. "Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39, no. 1 (2008): 615-639.
- Liu, W.T., K.B. Katsaros and J.A. Busiger. "Bulk Parametrization of Air-Sea Exchanges of Heat and Water Vapor Including the Molecular Constraints at the Interface." *Journal of Atmospheric Sciences* 36, (1979): 1922-1735.
- Liu, X-D., S. Osher and T. Chan. "Weighted Essentially Non-Oscillatory Schemes " *Journal of Computational physics* 115, (1994): 200-212.
- Lizon, F. "Primary production in tidally mixed coastal waters: the eastern English Channel case study". *La mer* 40, (2002):1 –9.
- Loder, J. W. and D.A. Greenberg. "Predicted positions of tidal fronts in the Gulf of Maine region". *Continental Shelf Research*, 6, (1986):3 97-414.
- Lizon, F., Y. Lagadeuc, C. Brunet, D. Aelbrecht and D. Bentley. "Primary Production and Photoadaptation of Phytoplankton in Relation with Tidal Mixing in Coastal Waters." *Journal of Plankton Research* 17, no. 5 (1995): 1039-1055.
- Lizon, F., L. Seuront and Y. Lagadeuc. "Photoadaptation and Primary Production Study in Tidally Mixed Coastal Waters Using Lagrangian Model." *Marine Ecology Progress Series* 169, (1998): 43-54.

- Lyard, F., F. Lefevre, T. Letellier and O. Francis. "Modelling the Global Ocean Tides: Modern Insights from Fes2004." *Ocean Dynamics* 56, no. 5-6 (2006): 394-415.
- MacArthur, R.H. "The Theory of Island Biogeography". Vol. 1: Princeton University Press, (1967).
- MacIntyre, H.L., T.M. Kana, T. Anning and R. J. Geider. "Photoacclimation of Photosynthesis Irradiance Response Curves and Photosynthetic Pigments in Microalgae and Cyanobacteria." *Journal of Phycology* 38, (2002): 17-38.
- Mackas, D.L., K.L. Denman and M.R. Abbott. "Plankton patchiness: biology in the physical vernacular". *Bulletin of Marine Science* 37, (1985):6 52-674.
- Maguer, J. F., S. L'Helguen, C. Madec and P. Le Corre. "Absorption Et Régénération De L'azote Dans Le Système Brassé De La Manche : Productions Nouvelle Et Régénérée." *Oceanologica acta* 21, no. 6 (1998): 861-870.
- Maguer, J. F., S. L'Helguen, C. Madec and P. Le Corre. "Seasonal Patterns of Ammonium Regeneration from Size-Fractionated Microheterotrophs." *Continental Shelf Research* 19, (1999): 1755-1770.
- Maguer, J. F., S. L'Helguen and P. Le Corre. "Nitrogen Uptake by Phytoplankton in a Shallow Water Tidal Front." *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51, no. 3 (2000): 349-357.
- Maguer, J-F., S. L'Helguen, J Caradec and C. Klein. "Size-Dependent Uptake of Nitrate and Ammonium as a Function of Light in Well-Mixed Temperate Coastal Waters." *Continental Shelf Research* 31, no. 15 (2011): 1620-1631.
- Maguer, J. F., S. L'Helguen, and M. Waeles. "Effects of mixing-induced irradiance fluctuations on nitrogen uptake in size-fractionated coastal phytoplankton communities". *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 154, (2015):1 -11.
- Maranon, E., P. Cermenon, D. C. Lopez-Sandoval, T. Rodriguez-Ramos, C. Sobrino, M. Huete-Ortega, J. M. Blanco and J. Rodriguez. "Unimodal Size Scaling of Phytoplankton Growth and the Size Dependence of Nutrient Uptake and Use." *Ecol Lett* 16, no. 3 (2013): 371-379.
- Marchesiello, P., J.C. McWilliams and A.F. Shchepetkin. "Open Boundary Conditions for Long-Term Integration of Regional Oceanic Models." *Ocean Modelling* 3, no. 1 (2001): 1-20.
- Marchesiello, P., J.C. McWilliams and A.F. Shchepetkin. "Equilibrium Structure and Dynamics of the California Current System." *Journal of physical Oceanography* 33 (2003): 753-783.

- Marchesiello, P. and P. Estrade. "Eddy Activity and Mixing in Upwelling Systems: A Comparative Study of Northwest Africa and California Regions." *International Journal of Earth Sciences* 98, no. 2 (2007): 299-308.
- Margalef, R. "Life-Forms of Phytoplankton as Survival Alternatives in an Unstable Environment." *Oceanologica acta* 1, no. 4 (1978): 493-509.
- Mariani, P., K.H. Andersen, A.W. Visser, A.D. Barton, A. D. and T. Kiørboe. "Control of plankton seasonal succession by adaptive grazing". *Limnology and Oceanography*, 58(1), (2013):1 73-184.
- Marie, D., C. Brussaard, C., Partensky, F., Vaulot, D. and J. Wiley. "Flow cytometric analysis of phytoplankton, bacteria and viruses". *Current protocols in cytometry* 11, (1999):1 - 15.
- Mariette, V. "Effet Des Échanges Atmosphériques Sur La Structure Thermique Marine. Application À Des Zones Du Large Et Une Zone Côtière:." Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale, (1983).
- Mariette, V., G. Rougier, J.C. Salomon and B. Simon. "Courants de marée et mer d'Iroise". *Oceanologica acta* 5, (1982):1 49-160.
- Mariette, V. and B. Le Cann. "Simulation of the Formation of Ushant Thermal Front." *Continental Shelf Research* 4, no. 6 (1985): 637-660.
- Mariette, V. and P. Le Corre. "Le Front Thermique D'ouessant En Août Et Septembre 1982: Campagne Satir-Dynatlant" Institut français de recherche pour l'exploitation des océans, (1985).
- Mariette, V., and B. Le Cann. "Simulation of the formation of Ushant thermal front". *Continental Shelf Research* 4, (1985): 37-660.
- Martin, A.P., "Phytoplankton patchiness: the role of lateral stirring and mixing". *Progress in Oceanography* 57, (2003):1 25-174.
- Mayr, E. "Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist". Harvard University Press. (1942)
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher and M. Westoby. "Rebuilding Community Ecology from Functional Traits." *Trends Ecol Evol* 21, no. 4 (2006): 178-185.
- McGillicuddy, J.D.J. and J. Dennis. "Mechanisms of physical-biological-biogeochemical interaction at the oceanic mesoscale". *Marine Science* 8. (2016)
- McGinty, N., M. P. Johnson and A. M. Power. "Spatial Mismatch between Phytoplankton and Zooplankton Biomass at the Celtic Boundary Front." *Journal of Plankton Research* 36, no. 6 (2014): 1446-1460.

- Mei, Z. P., Z. V. Finkel and A. J. Irwin. "Light and Nutrient Availability Affect the Size-Scaling of Growth in Phytoplankton." *J Theor Biol* 259, no. 3 (2009): 582-588.
- Menge, B.A., and J.P. Sutherland. "Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity". *American naturalist*,(1976): 351-369.
- Mitra, A. and K.J. Flynn. "Modelling Mixotrophy in Harmful Algal Blooms: More or Less the Sum of the Parts?" *Journal of Marine Systems* 83, no. 3-4 (2010): 158-169.
- Moloney, C. L. and J.G. Field. "The size-based dynamics of plankton food webs. I. A simulation model of carbon and nitrogen flows". *Journal of Plankton Research*, 13(5), (1991):1 003-1038.
- Monod, J., "Recherches sur la croissance des cultures bactériennes", 2nd ed. Hermann, Paris (1942): 211 pp.
- Monod, J. "The Growth of Bacterial Cultures. "Annual Reviews in Microbiology 3, no. 1 (1949): 371-394.
- Monteiro, F. M., M. J. Follows and S. Dutkiewicz. "Distribution of Diverse Nitrogen Fixers in the Global Ocean." *Global Biogeochemical Cycles* 24, no. 3 (2010): GB3017, doi:10.1029/2009GB003731.
- Moore, J.K., S. C. Doney, J.A. Kleypas, D.M. Glover and I.Y. Fung. "An Intermediate Complexity Marine Ecosystem Model for the Global Domain."" *Deep Sea Research II* 49, (2002): 403- 462."
- Moore, L. R., A.F. Post, G. Rocap and S.W. Chisholm. "Utilization of different nitrogen sources by the marine cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*". *Limnology and Oceanography*, 47(4), (2002):9 89-996.
- Moore, C. M., D. Suggett, P. M. Holligan, J. Sharples, E.R. Abraham, M. I. Lucas, T.P. Rippeth, N.R. Fisher, J.H. Simpson and D.J. Hydes. "Physical Controls on Phytoplankton Physiology and Production at a Shelf Sea Front: A Fast Repetition-Rate Fluorometer Based Field Study." *Marine Ecology Progress Series* 259, (2003): 29-45.
- Morel, A. "Optical Modeling of the Upper Ocean in Relation to Its Biogenous Matter Content (Case I Waters)." *Journal of Geophysical Research* 93, no. C9 (1988): 10,749-10,768.
- Morel, A. and S. Maritorena. "Bio-Optical Properties of Oceanic Waters: A Reappraisal." *Journal of Geophysical Research* 106, no. C4 (2001): 7163.
- Morin, P. "Évolution Des Éléments Nutritifs Dans Les Systèmes Frontaux De L'iroise : Assimilation Et Régénération. Relation Avec Les Structures Hydrologiques Et Les Cycles De Développement Du Phytoplancton. " *Thèse de doctorat en chimie marine, Université de Bretagne Occidentale, Brest*, (1984).

- Morin, P., P. Le Corre and J. Le Fevre. "Assimilation and Regeneration of Nutrients off the West Coast of Brittany". *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 65(03), (1985):6 77-695.
- Morin, P., J.L. Birrien and P. Le Corre. "The Frontal Systems in the Iroise Sea: Development of Gyrodinium Aureolum Hulburt on the Inner Front." *Topics in Marine Biology* 53, no. 2 (1989): 215-221.
- Obaton, D. "Caractéristiques Hydrodynamiques De Littoral Sud Bretagne. Contrat De Plan : Programme Bassins Versants Et Transmissions De Polluants Au Littoral". *Rapport IFREMER*, (1996).
- Olson, R.J., S.W. Chisholm, E.R. Zettler, M.A. Altabet and J.A. Dusenberry. "Spatial and temporal distributions of prochlorophyte picoplankton in the North Atlantic Ocean". *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 37, (1990):1 033-1051.
- Orlanski, I. "A simple boundary condition for unbounded hyperbolic flows". *Journal of computational physics*, 21(3), (1976):2 51-269.
- Pahlow, M., U. Riebesell and D.A. Wolf-Gladrow. "Impact of Cell Shape and Chain Formation on Nutrient Acquisition by Marine Diatoms." *Limnology & Oceanography* 42, no. 8 (1997): 1660-1672.
- Paine, R.T., "Food web complexity and species diversity". *American Naturalist*, (1966):6 5-75.
- Pairaud, I. L., F. Lyard, F. Auclair, T. Letellier and P. Marsaleix. "Dynamics of the Semi-Diurnal and Quarter-Diurnal Internal Tides in the Bay of Biscay. Part 1: Barotropic Tides." *Continental Shelf Research* 28, no. 10-11 (2008): 1294-1315.
- Palmer, A. R., and R.R. Strathmann. "Scale of dispersal in varying environments and its implications for life histories of marine invertebrates". *Oecologia*, 48(3), (1981): 308-318.
- Partensky, F., W.R. Hess and D. Vaultot. "Prochlorococcus, a Marine Photosynthetic Prokaryote of Global Significance *Microbiology and Molecular Biology Reviews*" 63, (1999):1 06-127.
- Passarge, J., S. Hol, M. Escher and J. Huisman. "Competition for Nutrients and Light: Stable Coexistence, Alternative Stable States, or Competitive Exclusion?" *Ecological Monographs* 76, no. 1 (2006): 57-72.
- Pauly, D. and V. Christensen. "Primary Production Required to Sustain Global Fisheries." *Nature* 374, (1995): 255-257.
- Pemberton, K., A.P. Rees, P.I. Miller, R. Raine and I.R. Joint. "The Influence of Water Body Characteristics on Phytoplankton Diversity and Production in the Celtic Sea." *Continental Shelf Research* 24, no. 17 (2004): 2011-2028.

- Penven, P., C. Roy, G.B. Brundrit, A. Colin de Verdière, P. Fréon, A. S. Johnson, J. R. E. Lutjeharms and F.A. Shillington. "A Regional Hydrodynamic Model of Upwelling in the Southern Benguela." *South African Journal of Science* 97, (2001): 472-475.
- Penven, P., V. Echevin, J. Pasapera, F. Colas and J. Tam. "Average Circulation, Seasonal Cycle, and Mesoscale Dynamics of the Peru Current System: A Modeling Approach." *Journal of Geophysical Research* 110, no. C10021 (2005).
- Penven, P., L. Debreu, P. Marchesiello and J.C. McWilliams. "Evaluation and application of the ROMS 1-way embedding procedure to the central california upwelling system". *Ocean Modelling* 12, (2006):1 57-187.
- Penven, P., P. Marchesiello, L. Debreu and J. Lefèvre. "Software Tools for Pre- and Post-Processing of Oceanic Regional Simulations." *Environmental Modelling and Software* 23, no. 5 (2007): 660-662.
- Perruche, C., P. Rivière, P. Pondaven and X. Carton. "Phytoplankton competition and coexistence: Intrinsic ecosystem dynamics and impact of vertical mixing". *Journal of Marine Systems* 81, (2010): 99-111.
- Perruche, C., P. Rivière, G. Lapeyre, X. Carton and P. Pondaven. "Journal of Marine Research." 69, (2011): 105-135.
- Pingree, R. D. "Cyclonic Eddies and Cross-Frontal Mixing." *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 58, (1978): 955-963.
- Pingree, R. D., and D.K. Griffiths. "Tidal fronts on the shelf seas around the British Isles." *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 83(C9), (1978): 4615-4622.
- Pingree, R. D., P.M. Holligan and G.T. Mardell. "The effects of vertical stability on phytoplankton distributions in the summer on the northwest European Shelf". *Deep Sea Research*, 25(11), 1011IN11017-1016IN41028. (1978)
- Pingree, R.D., "Cyclonic eddies and cross-frontal mixing". *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 58, (1978): 955-963.
- Platt, T.G.C.L., C. L. Gallegos and W. G. Harrison. "Photoinhibition of Photosynthesis in Natural Assemblages of Marine Phytoplankton." *Journal of Marine Research* 38, (1980): 103-111.
- Pommier, T., B. Canbäck, L. Riemann, K.H. Boström, K. Simu, P. Lundberg, A. Tunlid and A. Hagström. "Global patterns of diversity and community structure in marine bacterioplankton". *Molecular Ecology* 16 (4), (2007): 867-880.
- Pope, R.M. and E.S. Fry. "Absorption Spectrum (380–700 Nm) of Pure Water. Ii. Integrating Cavity Measurements." *Applied optics* 36, no. 33 (1997): 8710-8723.

- Prowe, A. E. F., M. Pahlow, S. Dutkiewicz and A. Oschlies. "How Important Is Diversity for Capturing Environmental-Change Responses in Ecosystem Models?" *Biogeosciences* 11, no. 12 (2014): 3397-3407.
- Prowe, A. E.F. , M. Pahlow, S. Dutkiewicz, M.J. Follows and A. Oschlies. "Top-Down Control of Marine Phytoplankton Diversity in a Global Ecosystem Model." *Progress in Oceanography* 101, no. 1 (2012a): 1-13.
- Prowe, A. F., M. Pahlow and A. Oschlies "Controls on the diversity–productivity relationship in a marine ecosystem model". *Ecological Modelling*, 225, (2012b):1 67-176.
- Prowe, A. E. F., M. Pahlow, S. Dutkiewicz and A. Oschlies. "Small diversity effects on ocean primary production under environmental change in a diversity-resolving ocean ecosystem model". *Biogeosciences Discussions*, 10(7), (2013):1 2571-12591.
- Ptacnik, R., A. G. Solimini, T. Andersen, T. Tamminen, P. Brettum, L. Lepisto, E. Willen and S. Rekolainen. "Diversity Predicts Stability and Resource Use Efficiency in Natural Phytoplankton Communities." *Proc Natl Acad Sci U S A* 105, no. 13 (2008): 5134-5138.
- Puillat, I., Lazure, P., Jegou, A. M., Lampert, L., and Miller, P. I. "Hydrographical variability on the French continental shelf in the Bay of Biscay, during the 1990s". *Continental shelf research*, 24(10), (2004):1 143-1163.
- Quéguiner, B., and P. Tréguer. "Studies on the Phytoplankton in the Bay of Brest (Western Europe). Seasonal Variations in Composition, Biomass and Production in Relation to Hydrological and Chemical Features (1981—1982)". *Botanica marina*, 27(10), (1984): 449-460.
- Ragueneau, O., B. Quéguiner and P. Tréguer. "Contrast in biological responses to tidally-induced vertical mixing for two macrotidal ecosystems of Western Europe". *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 42(5), (1996):6 45-665.
- Raitsos, D. E., S.J. Lavender, Y. Pradhan, T. Tyrrell, P.C. Reid and M. Edwards. "Coccolithophore bloom size variation in response to the regional environment of the subarctic North Atlantic". *Limnology and Oceanography*, 51(5), (2006):2 122-2130.
- Rees, A.P., I.R. Joint and K.M. Donald. "Early Spring Bloom Phytoplankton-Nutrient Dynamics at the Celtic Sea Shelf Edge." *Deep Sea Research I* 46, (1999): 483-510.
- Reynolds, C.S., J. Padisak and U. Sommer. "Intermediate Disturbance in the Ecology of Phytoplankton and the Maintenance of Species Diversity: A Synthesis." *Hydrobiologia* 249, (1993): 183-188.
- Richerson, P., R. Armstrong and C.R. Goldman. "Contemporaneous Disequilibrium, a New Hypothesis to Explain the „Paradox of the Plankton"". *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 67, (1970):1 710-1714.

- Ricklefs, R.E. "Community diversity: relative roles of local and regional processes". *Science* 235, (1987):1 67-171.
- Riley, G. A. "Factors controlling phytoplankton populations on Georges Bank". *Journal of marine Research*, 6(1), (1946): 54-73.
- Riley, G.A. "A Mathematical Model of Regional Variations in Plankton." *Limnology & Oceanography* 10, (1965): R202-R215.
- Rivière, P. and P. Pondaven. "Phytoplankton Size Classes Competitions at Sub-Mesoscale in a Frontal Oceanic Region." *Journal of Marine Systems* 60, no. 3-4 (2006): 345-364.
- "Rodriguez-Ramos, T., M. Dornelas, E. Maranon and P. Cermen. "Conventional Sampling Methods Severely Underestimate Phytoplankton Species Richness."" *Journal of Plankton Research* 36, no. 2 (2013): 334-343."
- Roy, S. and J. Chattopadhyay. "Towards a resolution of 'the paradox of the plankton': A brief overview of the proposed mechanisms". *Ecological complexity* 4, (2007):2 6-33.
- Sanders, R.W. "Mixotrophic Protists in Marine and Freshwater Ecosystems." *The Journal of protozoology* 38, no. 1 (1991): 76-81.
- Sarthou, G., K.R. Timmermans, S. Blain and P. Tréguer. "Growth Physiology and Fate of Diatoms in the Ocean: A Review." *Journal of Sea Research* 53, no. 1-2 (2005): 25-42.
- Sauterey, B., B. A. Ward, M. J. Follows, C. Bowler and D. Claessen. "When Everything Is Not Everywhere but Species Evolve: An Alternative Method to Model Adaptive Properties of Marine Ecosystems." *Journal of Plankton Research*, (2014).
- Savidge, G., "A preliminary study of the distribution of chlorophyll a in the vicinity of fronts in the Celtic and western Irish Seas". *Estuarine and Coastal Marine Science* 4, (1976):6 17-625.
- Scheffer, M., S. Rinaldi, J. Huisman and F.J. Weissing. "Why Plankton Communities Have No Equilibrium: Solutions to the Paradox." *Hydrobiologia* 491, (2003): 9-18.
- Schultes, S., M. Sourisseau, E. Le Masson, M. Lunven and L. Marié. "Influence of physical forcing on mesozooplankton communities at the Ushant tidal front". *Journal of Marine Systems* 109-110, S191-S202. (2013)
- Sharples, J. "Potential impacts of the spring-neap tidal cycle on shelf sea primary production". *Journal of Plankton Research*, 30(2), (2008):1 83-197.
- Shchepetkin, A.F. and J.C. McWilliams. "Quasi-Monotone Advection Schemes Based on Explicit Locally Adaptive Dissipation." *Monthly weather review* 126, (1998): 1541-1580.

- Shchepetkin, Alexander F. and James C. McWilliams. "The Regional Oceanic Modeling System (Roms): A Split-Explicit, Free-Surface, Topography-Following-Coordinate Oceanic Model." *Ocean Modelling* 9, no. 4 (2005): 347-404.
- Shmida, A. V. I., and M.V. Wilson. "Biological determinants of species diversity". *Journal of biogeography*, (1985):1 -20.
- Simpson, J. H. and D. Bowers. "Shelf sea fronts' adjustments revealed by satellite IR imagery". *Nature*, 280, (1979):6 48-651.
- Simpson, J.H. and D. Bowers. "Models of Stratification and Frontal Movement in Shelf Seas." *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 28, no. 7 (1981): 727-738.
- Six, K.D. and E. Maier-Reimer. "Effects of Plankton Dynamics on Seasonal Carbon Fluxes in an Ocean General Circulation Model." *Global Biogeochemical Cycles* 10, no. 4 (1996): 559-583.
- Skovgaard, A. "Dirty tricks in the plankton: Diversity and role of marine parasitic protists." *Acta Protozoologica* 53, 51. (2014)
- Smith, V. H. "Microbial Diversity-Productivity Relationships in Aquatic Ecosystems." *FEMS Microbiol Ecol* 62, no. 2 (2007): 181-186.
- Sommer, U. "The Paradox of the Plankton: Fluctuations of Phosphorus Availability Maintain Diversity of Phytoplankton in Flow-through Cultures." *Limnology & Oceanography* 29, no. 3 (1984): 633-636.
- Sommer, U. "Comparison between steady state and non- steady state competition: experiments with natural phytoplankton". *Limnology and Oceanography*, 30(2), (1985):3 35-346.
- Sommer, U. "Phytoplankton Competition Along a Gradient of Dilution Rates." *Oecologia* 68, (1986): 503-506.
- Sommerfeld A., "Die Greensche Funktionen der Schwingungsgleichung, Jahresber." *Deutsch. a Math. Verein.*, 21 (1912), 309-353.
- Sournia, A., J.L. Birrien, P. Camus, J-Y. Daniel, E. Jack, C. Koutsikopou-Los, P. Le Corre, J-R. Le Coz, J-P. Le Saos, V. Mariette, V. Martin-Jézéquel, J. Moai, P. Morin, S-A. Poulet, D. Prieur, J-F. Samain, G. Slawyk and C. Videau. "A Physical, Chemical and Biological Characterization of the Ushant Tidal Front." *Internatinal Revue of hydrobiology* 78, no. 5 (1988): 511-536.
- Sournia, A., J-M. Brylinski, S. Dallot, P. Le Corre, M. Leveau, L. Prieur and C. Froget. "Fronts Hydrologiques Au Large Des Côtes Françaises : Les Sites Qteliers Du Programme Frontal." *Oceanologica acta* 13, no. 4 (1990): 413-438.

- Steele, J. H. "Plant production in the northern North Sea". HM Stationery Office. (1958).
- Steele, J.H. and C.S. Yentsch. "The Vertical Distribution of Chlorophyll." *Journal of the Marine association of the UK* 39, no. 02 (1960): 217-226.
- Stewart, F. M., and B.R. Levin. "Partitioning of resources and the outcome of interspecific competition: a model and some general considerations". *American Naturalist*, (1973):1 71-198.
- Stickney, H.L., R.R. Hood and D. K. Stoecker. "The Impact of Mixotrophy on Planktonic Marine Ecosystems." *Ecological Modelling* 125, (2000): 203-230.
- Stock, C.A., T.M. Powell and S.A. Levin. "Bottom-up and Top-Down Forcing in a Simple Size-Structured Plankton Dynamics Model." *Journal of Marine Systems* 74, no. 1-2 (2008): 134-152.
- Stomp, M., J. Huisman, F. de Jongh, A.J. Veraart, D. Gerla, M. Rijkeboer, ... and L.J. Stal. "Adaptive divergence in pigment composition promotes phytoplankton biodiversity". *Nature*, 432(7013), (2004):1 04-107.
- Sun, Y. J., and Y.K. Cho. "Tidal front and its relation to the biological process in coastal water". *Ocean Science Journal*, 45,(2010):2 43-251.
- Sunagawa, S., L.P. Coelho, S. Chaffron, J.R. Kultima, K. Labadie, G. Salazar, ... and F.M. Cornejo-Castillo. "Structure and function of the global ocean microbiome". *Science*, 348(6237), (2015):1 261359.
- Suzuki, K., N. Handa, H. Kiyosawa and J. Ishizaka. "Distribution of the prochlorophyte *Prochlorococcus* in the central Pacific Ocean as measured by HPLC". *Limnology & Oceanography* 40, (2003):9 83-989.
- Sverdrup, H.U. "On conditions for the vernal blooming of phytoplankton". *Journal du Conseil* 18,(1953):2 87-295.
- Tang, E. P. E. P. Y., and R.H. Peters. "The allometry of algal growth and respiration" (Doctoral dissertation, McGill University). (1995)
- Tang, E.P.Y. "The Allometry of Algal Growth Rates." *Journal of Plankton Research* 17, no. 6 (1995): 1325-1335.
- Thebault, E. and M. Loreau. "Food-Web Constraints on Biodiversity-Ecosystem Functioning Relationships." *Proc Natl Acad Sci U S A* 100, no. 25 (2003): 14949-54.
- Tilman, D., "Resource competition between plankton algae: an experimental and theoretical approach". *Ecology*, 58, (1977):3 38-348.

- Tilman, D., S.S. Kilham and P. Kilham. "Phytoplankton Community Ecology: The Role of Limiting Nutrients." *Annual Review of Ecology and Systematics* 13, (1982): 349-372.
- Tilman, D., "On the meaning of competition and the mechanisms of competitive superiority". *Functional Ecology*, (1987): 304-315.
- Tilman, D. "Constraints and Tradeoffs: Toward a Predictive Theory of Competition and Succession." *OIKOS* 58, (1990): 3-15.
- Totterdell, I.J, R.A. Armstrong, H. Drange, J.S. Parslow, T.M. Powell and A.H. Taylor. "Trophic Resolution." *Towards a Model of Ocean Biogeochemical Processes. NATO ASI 1*, (1993): 10.
- Vage, S., J.E. Storesund, J. Giske and T.F. Thingstad. "Optimal Defense Strategies in an Idealized Microbial Food Web under Trade-Off between Competition and Defense." *PLoS One* 9, no. 7 (2014): e101415.
- Vallina, S. M., M.J. Follows, S. Dutkiewicz, J.M. Montoya, P. Cermenon and M. Loreau. "Global relationship between phytoplankton diversity and productivity in the ocean". *Nature communications*, 5. (2014a)
- Vallina, S. M., B. A. Ward, S. Dutkiewicz and M. J. Follows. "Maximal Feeding with Active Prey-Switching: A Kill-the-Winner Functional Response and Its Effect on Global Diversity and Biogeography." *Progress in Oceanography* 120, (2014b): 93-109.
- Veldhuis, M.J. W., K.R. Timmermans, P. Croot and B. Van der Wagt. "Picophytoplankton; a Comparative Study of Their Biochemical Composition and Photosynthetic Properties." *Journal of Sea Research* 53, no. 1-2 (2005): 7-24.
- Verity, P.G., C.Y. Robertson, C.R. Tronzo, M.G. Andrews, J.R. Nelson and M.E. Sieracki. "Relationships between cell volume and the carbon and nitrogen content of marine photosynthetic nanoplankton". *Limnology & Oceanography* 37, (1992):1 434-1446.
- Verity, P. G., J.A. Yoder, S.S. Bishop, J.R. Nelson, D.B. Craven, J.O. Blanton, ... and C.R. Tronzo. "Composition, productivity and nutrient chemistry of a coastal ocean planktonic food web". *Continental Shelf Research*, 13(7), (1993):7 41-776.
- Videau, C., "Primary production and physiological state of phytoplankton at the Ushant tidal front (west coast of Brittany, France)". *Marine Ecology Progress Series* 35, (1987):1 41-151.
- Vincent, A., and G. Kurc. "Hydrologie: variations saisonnières de la situation thermique du Golfe de Gascogne en 1967". *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches maritimes*, 33(1), (1969):7 9-96.
- Wafar, M., P. Le Corre and J.L. Birrien. "Nutrients and Primary Production in Permanently Well-Mixed Temperate Coastal Waters." *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 17, (1983): 431-446.

- Ward, B.A., M. A. M. Friedrichs, T.R. Anderson and A. Oschlies. "Parameter Optimisation Techniques and the Problem of Underdetermination in Marine Biogeochemical Models." *Journal of Marine Systems* 81, no. 1-2 (2010): 34-43.
- Ward, B. A., S. Dutkiewicz, O. Jahn and M. Follows. "A Size-Structured Food-Web Model for the Global Ocean." *Limnology & Oceanography* 57, no. 6 (2012): 1877-1891.
- Ward, B. A., S. Dutkiewicz and M. J. Follows. "Modelling Spatial and Temporal Patterns in Size-Structured Marine Plankton Communities: Top-Down and Bottom-up Controls." *Journal of Plankton Research* 36, no. 1 (2013): 31-47.
- Webb, K. L., and C.F. D'Elia. "Nutrient and oxygen redistribution during a spring neap tidal cycle in a temperate estuary". *Science*, 207(4434), (1980):9 83-985.
- Wolf-Gladrow, D.A., U. Riesbell, S. Burkhardt and J. Bijma. "Direct Effects of Co₂ Concentration on Growth and Isotopic Composition of Marine Plankton." *Tellus* 51, no. B (1999): 461-476.
- Yanagi, T., K. Ishikawa, K.I. Inoue and S.Susami. "Convergence, divergence and vertical velocity at a tidal front in Hiuchi-Nada, Japan". *Journal of Oceanography*, 51(2), (1995): 225-238.
- Yoshiyama, K., J. P. Mellard, E. Litchman and C. A. Klausmeier. "Phytoplankton Competition for Nutrients and Light in a Stratified Water Column." *Am Nat* 174, no. 2 (2009): 190-203.
- Zehr, J. P., J.B. Waterbury, P.J. Turner, J. M. Montoya, E. Omoregie, G.F. Steward, A. Hansen and D.M. Karl. "Unicellular Cyanobacteria Fix N₂ in the Subtropical North Pacific Ocean." *Nature* 412, (2001): 635-638.
- Zubkov, M.V., Sleight, M.A. and P.H. Burkill. "Assaying picoplankton distribution by flow cytometry of underway samples collected along a meridional transect across the Atlantic ocean". *Aquatic Microbial Ecology* 21, (2000):1 3-20.

Annexes

Le modèle ROMS-AGRIF

Equations

Les équations physiques contenues dans le code ROMS sont les équations hydrodynamiques primitives dérivées des équations de la dynamique des fluides géostrophiques de Navier-Stokes qui sont décrites en détails dans Shchepetkin et McWilliams (2005). Les hypothèses universelles sur lesquelles se base classiquement l'utilisation des équations de Navier-Stokes (conséquemment appelées équations primitives) dans les modèles océanographiques sont :

- 1- Approximation hydrostatique verticale : l'océan global étant considéré comme une couche peu profonde par rapport à son étendue horizontale, il est possible de négliger les termes de vitesses verticales devant ceux des vitesses horizontales. On peut se représenter l'océan à grande échelle comme une couche d'eau homogène et peu profonde.

On considère alors l'océan en situation proche de celle l'équilibre hydrostatique. Il est donc supposé un équilibre entre le gradient vertical de pression (P) et la force gravitationnelle (g) (équilibre hydrostatique) :

$$\frac{dP}{dz} = -\rho g$$

Où : g = constante universelle de gravitation ($\approx 9.81 \text{ m.s}^{-2}$)
ρ = densité de l'eau (kg.m^{-3})
z = profondeur (m)
P = pression (Pa)

- 2- Approximation de Boussinesq : les fluides océaniques possèdent une masse volumique (ρ) constante ($\rho=\rho_0$) (la densité reste inchangée entre deux fluides, indépendamment de leur température et de leur salinité respectives). Les variations de densité dans les équations primitives n'interviennent qu'à partir de l'équilibre hydrostatique.
- 3- Hypothèse d'incompressibilité : la densité d'une particule fluide est invariante devant la pression.

Ainsi, les équations primitives telles qu'elles sont écrites dans le modèle ROMS AGRIF prennent la forme suivante (en coordonnées cartésiennes (x (ouest \rightarrow est), y (sud \rightarrow nord) et z (fond \rightarrow surface))) :

Equations de mouvement (vitesses horizontales) :

$$\frac{\partial u}{\partial t} + U \cdot \nabla u - f v = -\frac{1}{\rho_0} \frac{\partial P}{\partial x} + \frac{\partial}{\partial z} \left(A k_v \frac{\partial u}{\partial z} \right) + F_u + D_u$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} + U \cdot \nabla v - f u = -\frac{1}{\rho_0} \frac{\partial P}{\partial y} + \frac{\partial}{\partial z} \left(A k_v \frac{\partial v}{\partial z} \right) + F_v + D_v$$

Equation de continuité (conservation de la masse) :

$$\frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial v}{\partial y} + \frac{\partial w}{\partial z} = 0$$

Equation d'advection des traceurs (T, S et traceurs biogéochimiques) :

$$\frac{\partial C}{\partial t} + U \cdot \nabla C = \frac{\partial}{\partial z} \left(A k_c \frac{\partial C}{\partial z} \right) + F_c + D_c$$

Equilibre hydrostatique (mouvement vertical) :

$$\frac{\partial P}{\partial z} = -\rho g$$

Equation d'état :

$$\rho = \rho(T, S, P)$$

Variable	Signification
t	Temps
x,y	Coordonnées horizontale zonale et méridienne
z	Coordonnée verticale
u,v,w	Composantes zonale, méridienne et verticale de la vitesse
U	Vecteur vitesse (u,v)
f	Paramètre de Coriolis
g	Accélération de la gravité
D	Terme de dissipation (diffusion) turbulente
F	Terme de forçage
P	Pression totale
$\rho_0 + \rho$	Densité totale
C	Concentration en traceur
Ak_v	Coefficient de viscosité verticale ($m^2.s^{-1}$)
Ak_c	Coefficient de diffusivité verticale pour les traceurs ($m^2.s^{-1}$)

Tableau A1 : Signification des paramètres utilisés dans les équations primitives

Conditions aux limites

a) Fond

Dans la dernière couche de fond (en contact avec le sédiment), le flux ascendant de traceurs est nul, il n'existe pas d'échange entre le sédiment et la colonne d'eau (pour la température et la salinité par exemple). La configuration Iroise ne contient pas de sous-modèle de sédiment et un flux de reminéralisation a été mis en place a posteriori afin de prendre en compte la remise à disposition dans le milieu (sous forme de traceurs dissous), par l'intermédiaire de l'activité faunistique et bactérienne benthique de certaines la matière organique particulière qui sédimentent dans la colonne d'eau.

En revanche, le flux de quantité de mouvement dans la dernière couche océanique est pris en compte par le modèle et dépend de la force de frottement exercée sur le fond par les courants.

Vitesses horizontales :

La paramétrisation du stress de fond qui a été choisie dans la configuration Iroise est une friction de type quadratique avec une couche logarithmique de Von-Kármán dans laquelle les composantes zonale $\left(\tau_b^x = Ak_v \frac{\partial u}{\partial z}\right)$ et méridienne $\left(\tau_b^y = Ak_v \frac{\partial v}{\partial z}\right)$ de la tension sur le fond (vitesses horizontales dans la couche de fond) peuvent s'écrire de la façon suivante :

$$(\tau_b^x, \tau_b^y) = C_d \sqrt{u_b^2 + v_b^2} (u_b, v_b)$$

Où :

- u_b et v_b sont les vitesses zonale et méridienne sans prise en compte de la tension de fond (m.s^{-1})
- C_d est le coefficient de traînée (s.d)

C_d varie en fonction de la profondeur d'eau et est calculé comme tel :

$$C_d^{\min} < C_d = \left(\frac{\kappa}{\log\left(\frac{dz_b}{z_r}\right)} \right)^2 < C_d^{\max}$$

Où :

$\kappa = 0.41$: constante de Von-Kármán

dz_b : profondeur de la couche de fond (m)

z_r : coefficient de rugosité (m)

Les bornes C_d^{min} et C_d^{max} dans les simulations qui ont servies de base à ce manuscrit ont été fixées à 1.10^{-4} et 1.10^{-1} , respectivement.

Le coefficient de rugosité prend la valeur de 1.10^{-3} .

Vitesse verticale :

La vitesse verticale dans la couche de fond est calculée comme suit :

$$w (m.s^{-1}) = -u \frac{\partial h}{\partial x} - v \frac{\partial h}{\partial y}$$

Où h est la hauteur totale de la colonne d'eau (m)

b) Surface

Tension de vent :

La tension visqueuse appliquée par le vent sur la surface (τ_s^x, τ_s^y) est une composante majeure de la dynamique des masses d'eau océaniques. En particulier, elle impacte la dynamique saisonnière de la couche mélangée (cf. §2-1-1). Le calcul des quantités de mouvement dans la couche de surface sous l'effet du vent est détaillé dans Liu *et al.*, 1979 et ne sera pas repris ici.

Les simulations ont été réalisées en utilisant un forçage de vent réaliste (vitesses de vent à 10 mètres au dessus de la surface) qui est issu des sorties du modèle ALADIN (Aire Limitée Adaptation dynamique Développement InterNational) du CNRM (Centre National de la Recherche Météorologique).

Ce modèle régional, d'une résolution spatiale de 0.1° en latitude et en longitude (≈ 11 -12 km), fournit des informations sur les conditions atmosphériques avec une fréquence temporelle de

3 heures. Les sorties de ce modèle ont ensuite été interpolées sur la grille du modèle à 1500 mètres de résolution à l'aide d'une interpolation de type spline (fonction `scipy.interpolate.RectBivariateSpline` en python).

Flux de chaleur sensible:

La prise en compte du flux de chaleur net à la surface de l'océan, noté Q , nécessite la connaissance de la température de l'air (T_{air} (°C)) à la surface de l'océan et de sa densité (ρ_{air} , calculée à partir de la pression atmosphérique et de la température de l'air), de la vitesse du vent ($wspd$ ($m.s^{-1}$)) ainsi que de la température (SST (°C)) et de la densité (ρ) de l'eau de surface, fournies par le modèle.

Ainsi, le flux de chaleur sensible s'écrit :

$$Q_{sens} = -\frac{\rho_{air}}{\rho} \cdot wspd \cdot C_s \cdot (SST - T_{air}) \cdot \frac{C_{P_{air}}}{C_p}$$

Où :

Q_{sens} : flux de chaleur latente (°C.m.s⁻¹)

$C_{P_{air}}$ et C_p : Chaleurs spécifiques de l'eau et de l'air (J.kg⁻¹.°C⁻¹) ($C_{P_{air}} = 0.240 * 4186.8 = 1004.8$ et $C_p = 3985.0$)

C_s : Coefficient de friction calculé à partir de la différence de température entre l'air et l'eau et de la vitesse du vent (cf. Kondo, 1975)

La température de l'air à 2 mètres est, de la même manière que les vitesses de vent, fournie par les sorties du modèle ALADIN, décrit précédemment.

Evaporation - précipitation et flux de chaleur latente:

Le flux de chaleur latente, Q_{lat} dépend lui aussi de la température de l'air, de celle de la surface de l'océan et de l'intensité du vent. Il dépend aussi de l'humidité relative de l'air en contact avec l'océan et du taux d'évaporation. Ces deux dernières variables sont elles aussi issues du même forçage ALADIN que les autres variables atmosphériques.

Le flux de chaleur latente s'écrit alors :

$$Q_{lat} = -\frac{\rho_{air}}{\rho} \cdot wspd \cdot C_e \cdot (q_w - q_a) \cdot Hevap \cdot \frac{1}{C_p}$$

$$H_{evap} = 2.5029e6 - 2.40e3 * SST$$

Où :

Q_{lat} : flux de chaleur latente ($^{\circ}\text{C} \cdot \text{m} \cdot \text{s}^{-1}$)

H_{evap} : la chaleur d'évaporation ($\text{J} \cdot \text{kg}^{-1}$)

C_e : Coefficient de friction pour l'évaporation (légèrement plus fort que celui (C_s) calculé pour le flux de chaleur sensible)

q_w et q_a : humidité spécifique à saturation de l'eau et de l'air ($\text{kg} \cdot \text{kg}^{-1}$)

Flux radiatifs :

Deux composantes des flux radiatifs sont lues à chaque pas de temps dans le fichier de forçage. Il s'agit du flux dû au rayonnement solaire, qui va de l'atmosphère vers la surface de la terre ('short waves') et du flux infrarouge émis par la surface de la terre ('long waves'). Ces flux, respectivement notés $radsw$ et $radlw$ ($\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$) sont pris en compte dans le bilan des flux de chaleur à l'interface océan/atmosphère. Ils sont issus des mesures du radiomètre à balayage du capteur SEVIRI ('spinning enhanced visible and infrared imager') qui sont réalisées avec une résolution spatiale de 3 km.

Finalement, le calcul du flux net de chaleur total Q ($^{\circ}\text{C} \cdot \text{m} \cdot \text{s}^{-1}$) s'écrit :

$$Q = \frac{radsw}{C_p \cdot \rho_0} - \frac{radlw}{C_p \cdot \rho_0} + Q_{lat} + Q_{sens}$$

Un flux de chaleur positif signifie un apport de chaleur de l'atmosphère vers l'océan alors qu'un flux négatif correspond à une perte d'énergie vers l'atmosphère.

Le transfert vertical du flux thermique (°C) entre l'atmosphère et la première couche de l'océan ($\sigma=N$ où N est le nombre de niveaux verticaux) est donc :

$$Ak_T \frac{\partial T}{\partial z} = Q$$

et le transfert de vapeur d'eau est :

$$Ak_S \frac{\partial S}{\partial z} = (Evap - Prate) * SSS$$

Avec :

$$Evap (m.s^{-1}) = -\frac{\rho_{air}}{\rho} . wspd . C_e . (qw - qa)$$

$Prate$: précipitation en $m.s^{-1}$

SSS : salinité de surface (‰)

Frontières ouvertes

Pour prendre en compte les flux à travers les limites océaniques ouvertes, le modèle ROMS prévoit deux traitements différents pour les flux entrants et les flux sortants du domaine. L'approche, originellement proposée par Orlanski (1976), puis modifiée et décrite par Marchesiello *et al.*, 2001, s'appuie sur une condition de radiation de type 'oblique' pour les modes baroclines. Dans le cas d'un flux sortant, les composantes normales et tangentielles de la vitesse du flux à travers la frontière sont calculées séparément.

Lors de la propagation des ondes/d'un traceur à travers les frontières ouvertes, un 'rappel' est effectué vers des données de forçage avec un temps de relaxation qui dépend de la direction du flux (entrant (τ_{in}) ou sortant (τ_{out})). Dans la configuration Iroise, le temps de rappel sortant

est 360 jours; ce qui représente un rappel assez frustré aux données extérieures alors que le temps de relaxation ‘entrant’ est de 1 jour pour les traceurs et 3 jours pour les quantités de mouvement.

Ainsi, en chaque point de grille qui avoisine les frontières ouvertes du domaine, la dynamique des traceurs est calculée de la façon suivante :

$$\frac{\partial C}{\partial t} = \frac{C_{data} - C}{\tau_{in/out}}$$

Où : C : la quantité de traceurs ou de mouvement fournie par le modèle

C_{data} : la quantité du même traceur fournie par les données extérieures

τ : temps de rappel entrant/sortant (s)

En ce qui concerne le mode barotrope, des conditions de radiation de ‘Flather’ (Flather, 1976) basé sur le principe du rayonnement de Sommerfield (Sommerfield, 1912) sont utilisées. Celles-ci permettent de conserver le volume d’eau total dans le domaine d’étude tout en prenant en compte les données de courant introduites aux frontières du domaine.

Le modèle DARWIN

Equations

L'ensemble des équations différentielles du modèle biogéochimique est répertorié ci-dessous :

Phosphates (PO₄) :

$$\begin{aligned}
 \text{PO}_4(t+1) = \text{PO}_4(t) &+ \left(- \left(\sum_{j=1}^{\text{npmax}} \mu_{\text{max},j} \cdot \gamma_{\text{NUT},j} \cdot \gamma_{T,j} \cdot \gamma_{I,j} \cdot P_j \right) + \frac{K_{\text{pPOP}}}{\text{pday}} \cdot \text{POP}(t) \right. \\
 &\left. + \frac{K_{\text{dDOP}}}{\text{pday}} \cdot \text{DOP}(t) \right) \cdot \text{dts}
 \end{aligned}
 \quad (\text{Eq. 1})$$

Ammonium (NH₄) :

$$\begin{aligned}
 \text{NH}_4(t+1) = \text{NH}_4(t) &+ \left(- \left(\sum_{j=1}^{\text{npmax}} \frac{\gamma_{\text{NH}_4,j}}{\gamma_{\text{N}_j}} \cdot \mu_{\text{max},j} \cdot \gamma_{\text{NUT},j} \cdot \gamma_{T,j} \cdot \gamma_{I,j} \cdot P_j \cdot R_{\text{NP}} \right) + \frac{K_{\text{pPON}}}{\text{pday}} \cdot \text{PON}(t) \right. \\
 &\left. + \frac{K_{\text{dDON}}}{\text{pday}} \cdot \text{DON}(t) - \text{Prod}_{\text{NO}_2} \right) \cdot \text{dts}
 \end{aligned}
 \quad (\text{Eq. 2})$$

Nitrites (NO₂) :

$$\begin{aligned} \text{NO}_2(t+1) = & \text{NO}_2(t) \\ & + \left(- \left(\sum_{j=1}^{\text{npmax}} \frac{\gamma_{\text{NO}_{2j}}}{\gamma_{N_j}} \cdot \mu_{\text{max},j} \cdot \gamma_{\text{NUT},j} \cdot \gamma_{T_j} \cdot \gamma_{I_j} \cdot P_j \cdot R_{\text{NP}} \right) + \text{Prod}_{\text{NO}_2} \right. \\ & \left. - \text{Prod}_{\text{NO}_3} \right) \cdot \text{dts} \end{aligned}$$

(Eq. 3)

Nitrates (NO₃) :

$$\begin{aligned} \text{NO}_3(t+1) = & \text{NO}_3(t) \\ & + \left(- \left(\sum_{j=1}^{\text{npmax}} \frac{\gamma_{\text{NO}_{3j}}}{\gamma_{N_j}} \cdot \mu_{\text{max},j} \cdot \gamma_{\text{NUT},j} \cdot \gamma_{T_j} \cdot \gamma_{I_j} \cdot P_j \right) + \text{Prod}_{\text{NO}_3} \right) \cdot \text{dts} \end{aligned}$$

(Eq. 4)

Silicates (Si) :

$$\begin{aligned}
Si(t + 1) = Si(t) \\
+ \left(- \left(\sum_{j=1}^{npmax} \mu_{max,j} \cdot \gamma_{NUT,j} \cdot \gamma_{T_j} \cdot \gamma_{I_j} \cdot P_j \cdot R_{SiP} \right) + \frac{K_{POSi}}{pday} \cdot POSi(t) \right) \cdot dts
\end{aligned}$$

(Eq. 5)

Phytoplankton (P_i) :

$$\begin{aligned}
P_j(t + 1) = P_j(t) \\
+ \left(\left(\sum_{j=1}^{npmax} \mu_{max,j} \cdot \gamma_{NUT,j} \cdot \gamma_{T_j} \cdot \gamma_{I_j} \cdot P_j \right) \right. \\
\left. - \left(\sum_{k=1}^2 \text{Grazphy}(k, j) \right) - \text{mort}p_j \cdot P_j + \text{Psink}P_j \right) \cdot dts
\end{aligned}$$

(Eq. 6)

Microzooplankton (Z₁) (i ∈ P,N,Si) :

$$\begin{aligned}
Z_{1,i}(t + 1) = Z_{1,i}(t) \\
+ \left(\left(\sum_{j=1}^{npmax} \text{assef}(z_{1,j}) \cdot \text{Grazphy}(z_{1,j,i}) \right) - \text{Graz}Z_i - \text{mort}z_{1,i} \cdot Z_{1,i}(t) \right) \cdot dts
\end{aligned}$$

(Eq. 7)

Mésozooplancton (Z₂) :

$$\begin{aligned}
 Z_{2,i}(t + 1) = & Z_{2,i}(t) \\
 & + \left(\left(\sum_{j=1}^{npmax} assef(z_{2,j}) \cdot Grazphy(z_{2,j,i}) \right) + (assefzoo \cdot GrazZ_i) \right. \\
 & \left. - mortz_{2,i} \cdot Z_{2,i}(t) - mortquadz \cdot Z_{2,i}(t) \right) \cdot dts
 \end{aligned}$$

(Eq. 8)

Matière organique particulaire (PO_i) (i ∈ P,N,Si) :

$$\begin{aligned}
 PO_i(t + 1) = & PO_i(t) \\
 & + \left(\left(\sum_{k=1}^2 \sum_{j=1}^{npmax} ExportFracGraz(z_k) \cdot (1 - assef(z_{k,j})) \cdot Grazphy(z_{k,j,i}) \right) \right. \\
 & + ExportFracGraz(z_2) \cdot (1 - assefzoo) \cdot GrazZ_i - \frac{K_{pPOi}}{pday} \cdot PO_i(t) \\
 & + \left(\sum_{j=1}^{npmax} ExportFracP_j \cdot mortp_j \cdot P_{j,i} \right) + \left(\sum_{k=1}^2 ExportFracZ_k \cdot mortz_k \cdot Z_{k,i} \right) \\
 & \left. + ExportFracZ_2 \cdot mortquadz \cdot Z_{2,i} + PsinkPOM_i \right) \cdot dts
 \end{aligned}$$

(Eq. 9)

Matière organique dissoute (DO_i) (i ∈ P,N) :

$$\begin{aligned}
 DO_i(t + 1) = DO_i(t) &+ \left(\left(\sum_{k=1}^2 \sum_{j=1}^{npmax} (1 - ExportFracGraz(z_k)) \cdot (1 \right. \right. \\
 &\quad \left. \left. - assef(z_{k,j})) \cdot Grazphy(z_{k,j,i}) \right) + (1 - ExportFracGraz(z_2)) \cdot (1 \right. \\
 &\quad \left. - assefzoo) \cdot GrazZ_i - \frac{K_{dDOi}}{pday} \cdot DO_i(t) \right. \\
 &\quad \left. + \left(\sum_{j=1}^{npmax} (1 - ExportFracP_j) \cdot mortp_j \cdot P_{j,i} \right) \right. \\
 &\quad \left. + \left(\sum_{k=1}^2 (1 - ExportFracZ_k) \cdot mortz_k \cdot Z_{k,i} \right) \right. \\
 &\quad \left. + (1 - ExportFracZ_2) \cdot mortquadz \cdot Z_{2,i} + SinkPOM_i \cdot POM_i \right) \cdot dts
 \end{aligned}$$

(Eq. 10)

Paramètres

Variable	Signification	Valeur	Unité
Dts	Pas de temps (t+1-t)	100	sec
Npmax	Nombre de phyto	120	n.d
R_NP	Rapport azote/phosphore	16	mol/mol
R_SiP	Rapport silice/phosphore	16	mol/mol
K_{pPOP}	Taux de reminéralisation POP	0.033	jr ⁻¹
K_{pPON}	Taux de reminéralisation PON	0.033	jr ⁻¹
K_{pPOSi}	Taux de reminéralisation POSi	0.0033	jr ⁻¹
K_{dDOP}	Taux de reminéralisation DOP	0.2	jr ⁻¹
K_{dDON}	Taux de reminéralisation DON	0.2	jr ⁻¹
Knit_{NO2}	Taux de nitrification	0.1	jr ⁻¹
Knit_{NO3}	Taux de nitrification	0.033	jr ⁻¹
SinkPOP	Taux de sédimentation POP	10	m. jr ⁻¹
SinkPON	Taux de sédimentation PON	10	m. jr ⁻¹
SinkPOSi	Taux de sédimentation POSi	10	m. jr ⁻¹
C_{retir}	Seuil de retraitage pour le phytoplancton	1.10 ⁻⁶	mmolP.m ⁻³

Tableau A2 : Paramètres fixes dans le modèle biogéochimique

Paramètre	Signification	Diat	LND	SNP	Proc	Unité
μ_{\max}	Taux de croissance maximal	5	4	2.8	2.8	jr^{-1}
k_{par}	Coefficient de saturation du PAR (moyenne-écartype)	0.004-0.003	0.004-0.003	0.012-0.01	0.012-0.01	$(\mu\text{Ein.m}^{-2}.\text{s}^{-1})^{-1}$
k_{inhib}	Coefficient d'inhibition (moyenne-écartype)	$1.10^{-3}-5.10^{-5}$	$1.10^{-3}-5.10^{-5}$	$1.10^{-3}-5.10^{-5}$	$1.10^{-3}-5.10^{-5}$	$(\mu\text{Ein.m}^{-2}.\text{s}^{-1})^{-1}$
T_{opt}	Optimum de température (min-max)	0-30	0-30	0-30	0-30	$^{\circ}\text{C}$
A	Coefficient A	1.04	1.04	1.04	1.04	$^{\circ}\text{C}^{-1}$
B	Coefficient B	0.001	0.001	0.001	0.001	
T_{power}	Exposant	4	4	4	4	
T_{norm}	Coefficient de normalisation de la température	0.3	0.3	0.3	0.3	
T_{coef}	Coefficient de normalisation de la température	0.33	0.33	0.33	0.33	
κ_{PO_4}	Constante de demi-saturation pour PO_4	0.05-0.07	0.05-0.07	0.015-0.035	0.005-0.010	mmolP.m^{-3}
κ_{NH_4}	Constante de demi-saturation pour NH_4	0.4-0.56	0.4-0.56	0.12-0.28	0.04-0.08	mmolN.m^{-3}
κ_{NO_2}	Constante de demi-saturation pour NO_2	0.8-1.12	0.8-1.12	0.24-0.56	0.08-0.16	mmolN.m^{-3}
κ_{NO_3}	Constante de demi-saturation pour NO_3	0.8-1.12	0.8-1.12	0.24-0.56		mmolN.m^{-3}
κ_{Si}	Constante de demi-saturation pour Si	1				mmolSi.m^{-3}
sigma	Inhibition de l'absorption de NO_x par NH_4	4.6	4.6	4.6	4.6	$(\text{mmolN.m}^{-3})^{-1}$
mortp	Taux de mortalité	0.1	0.1	0.1	0.1	jr^{-1}
vsink	Vitesse de sédimentation	0.5	0.5	0	0	m.jr^{-1}
palat(z_1, j)	Palatabilité pour le microzooplancton	0.28	0.4	1	1	
palat(z_2, j)	Palatabilité pour le mésozooplancton	1	1	0.2	0.2	
assef(z_1, j)	Efficacité d'assimilation par le microzooplancton	30	30	30	30	%
assef(z_2, j)	Efficacité d'assimilation par le mesozoplancton	30	30	30	30	%
ExportFracP	Fraction de la mortalité exportée en particules	50	50	20	20	%

Tableau A3 : Paramètres du phytoplancton

Paramètre	Signification	Microzooplancton	Mésozooplancton	Unité
grazemax	Taux de broutage maximal	1.5	0.5	jr ⁻¹
ksatgraz	Constante de demi-saturation du broutage	0.07	0.07	mmolP.m ⁻³
palat_zoo	Palatabilité du microzooplancton		1	
mortz	Taux linéaire de mortalité naturelle	0.033	0.001	jr ⁻¹
mortquadz	Taux de mortalité quadratique		0.01*Z2/0.01	jr ⁻¹
assefzoo	Efficacité d'assimilation du microzooplancton par le mésozooplancton		30	%
ExportFracGraz	Sloppy-feeding exporté en particules	80	80	%
ExportFracZ	Fraction de la mortalité exportée en particules	20	70	%

Tableau A4 : Paramètres du zooplancton